J. Gauvin
A. Reed

A simulation model for the Greater Snow Goose population

Environment CANADA Environnement
0016388A VOL ISS 64 1987
EXC # 001
SK 471 C33
OCCASIONAL PAPER (CANADIAN WILDLIFE
SERVICE)
OOFF

Environment Canada
Environnement Canada

Canadian Wildlife Service
Service canadien de la faune

J. Gauvin*
A. Reed†

A simulation model for the Greater Snow Goose population

Occasional Paper
Number 64
Canadian Wildlife Service

Disponible également en français

*École Polytechnique, Montreal, Que. H3C 3A7
†CWS, Sainte-Foy, Que. G1V 4H5

Published by authority of the
Minister of the Environment
Canadian Wildlife Service

© Minister of Supply and Services Canada, 1987
Catalogue No. CW69-1/64E
ISBN 0-662-15474-6
ISSN 0576-6370

Design: Rolf Harder & Assoc.

Contents

4	Acknowledgements
5	**Abstract**
5	**Introduction**
7	**Development of the model**
7	1. Population surveys
7	2. Recruitment—percentage of juveniles
9	3. Hunting kills
9	4. Annual population balance
10	5. Estimation of natural survival rate
10	6. Correction of data
13	7. Hunting rates
13	8. Model equations
14	9. Probability distributions for percentages of juveniles and hunting rates
18	**Results**
18	1. Simulation and scenarios
25	**Conclusions**
25	**Literature cited**
26	**Appendix**

List of tables

7	Table 1. Numbers of Greater Snow Geese counted in the St. Lawrence valley, Quebec, during spring
7	Table 2. Estimated percentages of juveniles in fall flights of Greater Snow Geese
9	Table 3. Estimated numbers of Greater Snow Geese killed by sport hunters in Canada and the USA
11	Table 4. Hunting rates for Greater Snow Geese and adjusted juvenile percentages

List of figures

8	Figure 1. Greater Snow Goose spring populations, 1964–84
8	Figure 2. Percentages of juveniles in fall flights of Greater Snow Geese in Quebec
10	Figure 3. Annual population balance
11	Figure 4. Juvenile percentages of Greater Snow Geese, observed and adjusted
12	Figure 5. Adjusted estimates of Greater Snow Goose populations during spring and fall
12	Figure 6. Greater Snow Goose spring-to-spring growth rates
13	Figure 7. Canadian and American hunting rates for Greater Snow Geese
14	Figure 8. Probability distribution for juvenile percentages of Greater Snow Geese
15	Figure 9. Probability distribution for Canadian hunting rates for Greater Snow Geese
16	Figure 10. Probability distribution for American hunting rates for Greater Snow Geese
18	Figure 11. Predicted Greater Snow Goose population growth, 40 simulations with $m = 0.895$
19	Figure 12. Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, $m = 0.895$
19	Figure 13. Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, with reduced natural survival ($m = 0.82$)
20	Figure 14. Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, with reduced reproductive success (juv % × 0.75)
20	Figure 15. Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, with increased reproductive success (juv % × 1.25)
21	Figure 16. Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, with reduced hunting rate (hunt % × 0.75)

22	Figure 17. Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, with increased hunting rate (hunt % × 1.25)
22	Figure 18. Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, with low (10%) reproductive success over the first 5 years
23	Figure 19. Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, with fixed annual reproductive rate (juv % = 31.4)
23	Figure 20. Predicted Greater Snow Goose population growth, with and without the American hunt
24	Figure 21. Comparison of 40 model simulations with the observed growth of the Greater Snow Goose population

List of appendices

26	Appendix 1. Population and productivity surveys of Greater Snow Geese in Canada and the USA, 1950–84

Acknowledgements

We are very grateful to Eudes Lessard and Thierry Daloze for the highly competent manner in which they processed all the data for this study. Special thanks are due Professor Bernard Clement of the École Polytechnique for his judicious advice on statistical methods and the use of the SAS statistical software. Hugh Boyd, Canadian Wildlife Service (CWS), and external reviewers Alain Tamisier and Jean Dominique Lebreton, Centre National de la Recherche Scientifique, France, provided useful comments on an earlier version of our manuscript.

We also thank James Goldsberry, Morton Smith, and Warren Blandin of the United States Fish and Wildlife Service (USFWS), Fred Ferrigno (New Jersey Division of Fish, Game and Wildlife), J. Douglas Heyland (Quebec Wildlife Service), André Bourget, Marcel Laperle, and Hugh Boyd (CWS), and a number of others who took part in the goose surveys. We are particularly grateful to Pierre Dupuis (CWS), who has conducted aerial surveys over the St. Lawrence since 1973. Finally, we thank Samuel Carney (USFWS) and Steve Wendt and Lucie Métras (CWS) for providing unpublished hunting kill data.

Abstract

The Greater Snow Goose population has recently undergone a rapid increase from 50 000 to more than 200 000. A mathematical model was developed to understand and simulate the growth of that population. Three parameters were used: the size of the population in spring, the percentage of juvenile geese in the fall flight, and the numbers of geese killed by hunters in the USA and Canada over the past 20 years. Those survey data were used to estimate a rate of non-hunting mortality as well as probabilities for rates of reproduction and hunting mortality. The stochastic discrete model reproduces well the recent history of the population and can be used to simulate scenarios for the future of the population. The model could be refined by developing and introducing other factors such as the carrying capacity of the range, annual variations in non-hunting mortality, and a function relating kill rates to population size and age structure. The model is available on diskette for interactive use on IBM PC microcomputers.

Introduction

The Greater Snow Goose (*Anser caerulescens atlanticus*) migrates between the northeastern Canadian Arctic and the mid-Atlantic coastal states of the United States and makes a major stopover on the St. Lawrence estuary near Quebec City. The history of the growth of the Greater Snow Goose population is noteworthy (*A Greater Snow Goose management plan* 1981). From 1860 to 1930, the population was barely maintained at a level of a few thousand. A year-round prohibition on hunting in the United States and an open season limited to the fall in Canada allowed the population to increase to 50 000 by 1967 and to more than 190 000 in the spring of 1978. Resumption of the hunt in the United States from 1975 seems to have slowed down the population increase.

The Snow Goose population is well suited to model simulations because of the tendency of Greater Snow Geese to gather in a limited area of the St. Lawrence estuary for several weeks each spring, thus permitting complete photographic censuses. Another characteristic of the species is the ease with which first-year juveniles can be distinguished from older birds in the fall; we can thus determine the percentage of juveniles among the total fall population and obtain an indication of reproductive success. These two parameters, spring population size and fall juvenile percentage, have been measured regularly for nearly two decades by the Canadian Wildlife Service (CWS) and the United States Fish and Wildlife Service (USFWS). A third parameter, the number of geese killed by sport hunters, has been estimated annually in Canada since 1967 and in the United States since 1975. We used these three parameters, which can be measured easily and relatively cheaply, to develop a stochastic discrete mathematical model to simulate the dynamics of the Greater Snow Goose population. Our aim was not to produce a sophisticated model, but rather to examine whether a simple, three-parameter model could accurately retrace or predict changes in a known population.

All three parameters, being established by survey, are subject to biases and errors. Although we discuss the possible sources of error for each type of survey, we have not undertaken the complex (perhaps impossible) task of establishing the magnitude of any such inaccuracies. Ultimately, the success or failure of the model to produce plausible results will provide information on the quality of the data.

The model is based on the change in the population from spring 1965 to spring 1984. The model's dependent variable is the spring population; random variables are the juvenile percentages and the Canadian and American hunting kill rates. An estimated rate of non-hunting mor-

tality is also applied. The random variables are generated from probability distributions constructed from data published in *A Greater Snow Goose management plan* (1981) and Reed *et al.* (1981) and, for recent years, from unpublished CWS and USFWS data. By adjusting the non-hunting mortality rate and the random variables one can use the model to simulate population trends under various scenarios. The model is available as a program suitable for interactive use on an IBM PC microcomputer equipped with a graphics card and colour monitor.

Although a mathematical model does not generally have medium- or long-term predictive value (Levin 1984), it can help us to understand the data and identify features associated with population trends. We can thus anticipate the effects of actions that could modify these trends. The creation of models for animal populations is an iterative search for an approximate, realistic, and intelligible representation of a living entity that by its nature is too complex to be wholly described by a limited number of mathematical formulas.

Hunting of Greater Snow Geese has been a popular fall pastime in the St. Lawrence estuary since the seventeenth century.

Photo: A. Reed

Development of the model

1. Population surveys

Since 1950, aerial surveys have been conducted in midwinter on the wintering grounds in the US and, since 1965, in the spring and most falls in the St. Lawrence estuary (see Appendix 1). Aerial photography has been used to improve accuracy of flock counts since 1969 in the St. Lawrence (Heyland 1972; *A Greater Snow Goose management plan* 1981) and on the Atlantic coast since 1978. The spring census in the St. Lawrence since 1969 (Table 1) is the most accurate of the surveys because it involves almost complete photographic coverage at a time when the entire population is present within a relatively small, well-defined area. In early May a single flight is made over the staging area, and all flocks larger than 200–300 geese are photographed on 70 × 70-mm black and white film; for smaller flocks, visual estimates are made and a sample is photographed to establish correction factors (P. Dupuis, pers. commun.). The geese are counted directly from enlarged prints using a stereomicroscope, acetate overlay grids, and an automatic point counter. All geese are counted on each photograph, and the results are summed and added to the visual estimates for unphotographed flocks.

Up to 1980–81, few, if any, geese were missed on the spring survey because the areas used were well circumscribed. Since then, a longer stretch of the St. Lawrence has been used by the geese, and inland foraging flights have become more extensive. Those changes have increased the likelihood that some flocks were undetected, but this source of error is minor. Although it is not possible to quantify the accuracy of the survey, for all practical purpose it is a total count.

Before 1968, neither the US nor Quebec surveys benefited from aerial photography; we have used the more complete US winter data for 1964–68 (Appendix 1), along with the 1969–84 St. Lawrence spring counts, to construct a graph showing population growth (Fig. 1). The substantial increase between 1969 and 1978 is noteworthy.

2. Recruitment—percentage of juveniles

The goslings, born during summer in the Arctic, are grey when they take part in the fall migration. It is therefore possible to measure the percentage of juveniles in the population and thus estimate reproductive success (Lynch and Singleton 1964). However, several factors make it difficult to obtain an unbiased estimate of recruitment. First, the juvenile birds are not distributed uniformly within the population during fall migration. Some flocks are composed entirely of non-breeding adults (subadults and failed breeders), whereas others are groupings of individual families (containing juvenile birds and their parents) and still others contain a mixture of non-breeders and family units. There is considerable variation in the spatial distribution (habitats used, position within the flock) and temporal distribution (migration schedules, daily activity patterns) of family units in comparison with non-breeders (H. Boyd and A.R., personal observations). Second, juvenile geese, being more vulnerable, are shot at a greater rate than adult birds by hunters who are active throughout the fall survey period. Thus, the proportion of young birds in the population is decreasing while the

Table 1
Numbers of Greater Snow Geese counted in the St. Lawrence Valley, Quebec, during spring

Year	Number of geese
1969	68 800
1970	89 600
1971	123 300
1972	134 800
1973	143 000
1974	165 000
1975	153 800
1976	165 600
1977	160 000
1978	192 600
1979	170 100
1980	180 000
1981	170 800
1982	163 000
1983	185 000
1984	225 400

Table 2
Estimated percentages of juveniles in fall flights of Greater Snow Geese

Year	Canada	USA
1965	11.2*	2.8
1966	38.4*	37.0
1967	18.8*	12.4
1968	18.9*	12.5
1969	30.0	24.3
1970	45.6	46.8
1971	29.7	11.3
1972	0.0	0.4
1973	46.6	41.1
1974	6.4	2.0
1975	32.7	37.3
1976	12.6	9.8
1977	23.9	23.8
1978	20.1	14.7
1979	28.2	23.2
1980	40.1	36.4
1981	16.8	17.0
1982	25.1	23.8
1983	41.6	48.9
1984	37.6	27.4

*Value obtained by linear regression.

Figure 1
Greater Snow Goose spring populations, 1964–84

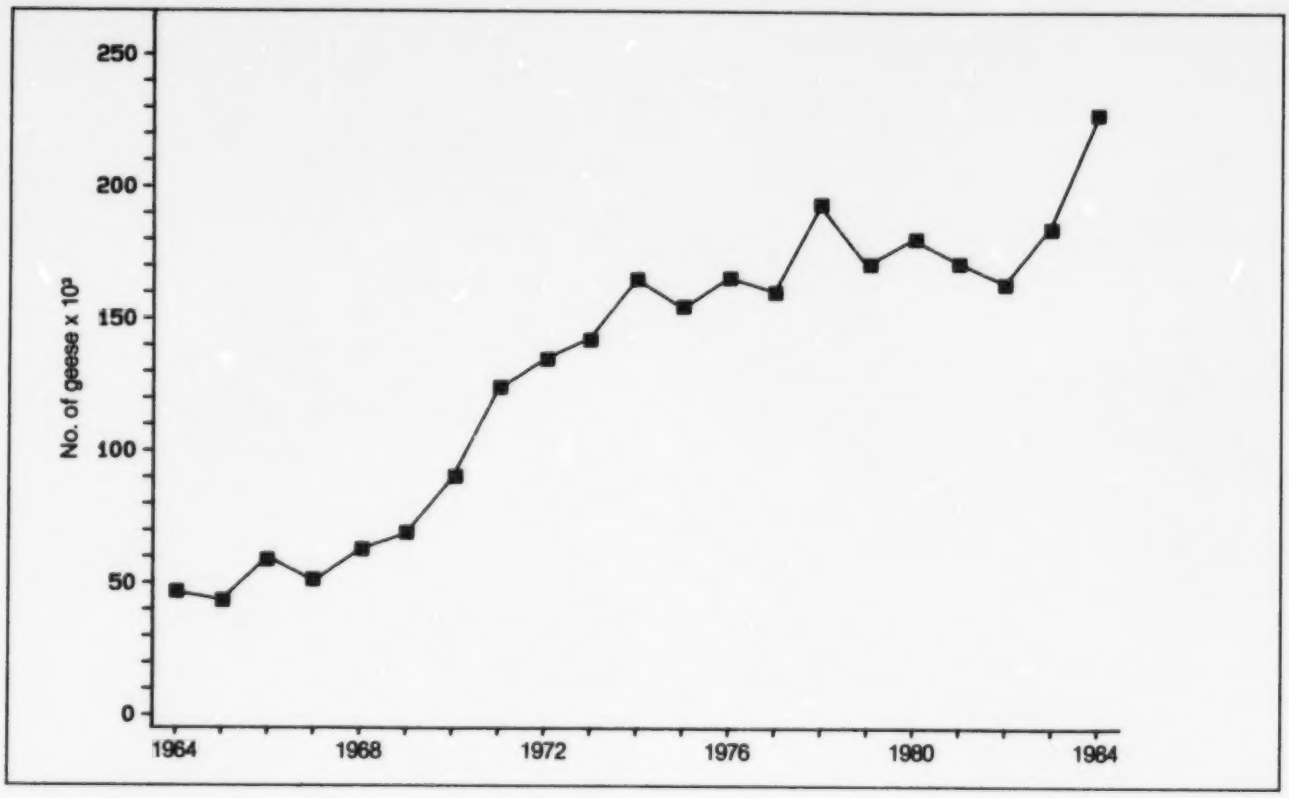
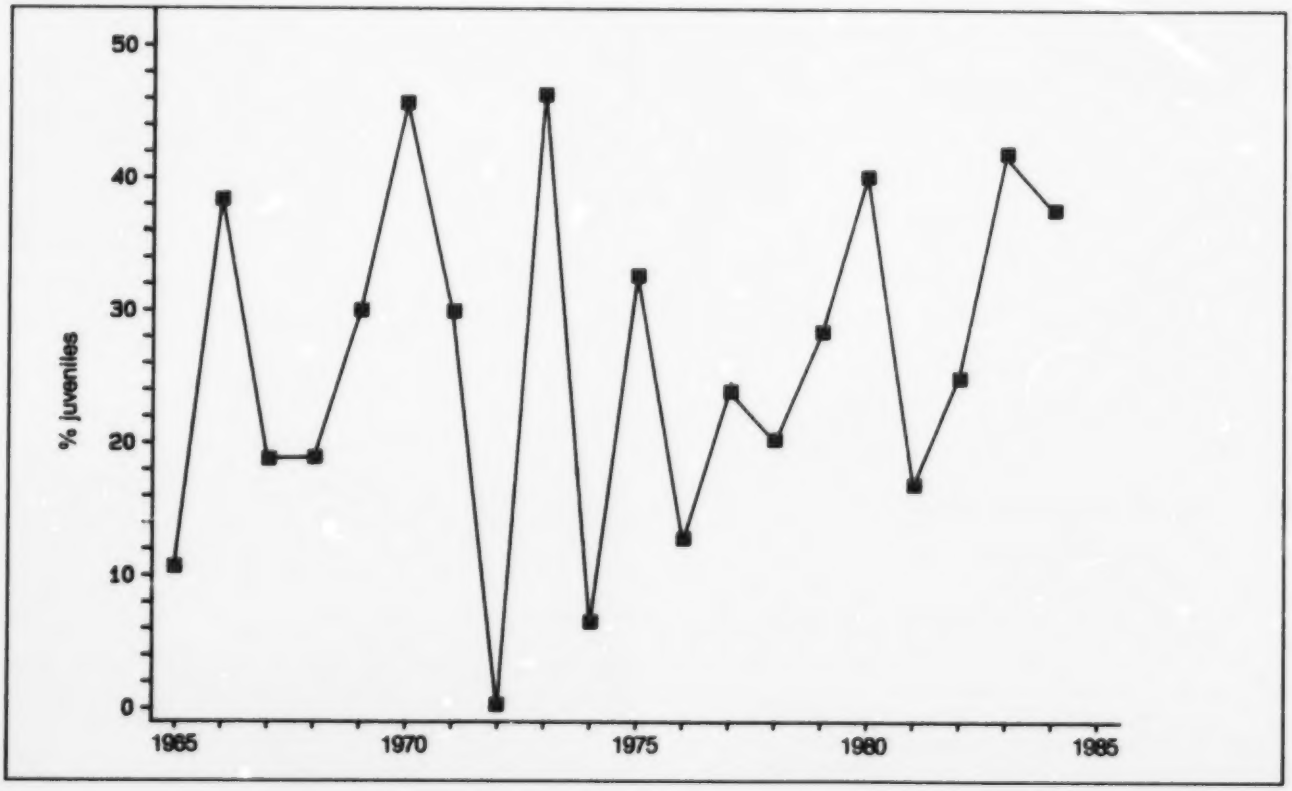


Figure 2
Percentages of juveniles in fall flights of Greater Snow Geese in Quebec



counts are being conducted. No satisfactory way of adjusting the data to account for the many sources of bias has been found. However, considerable effort has been made to reduce bias by collecting large samples distributed throughout the season, at different times of the day, and in all types of habitat.

The juvenile percentages recorded in the United States and Canada since 1965 are listed in Appendix 1. Two annual estimates of juvenile percentages are available for Quebec, one based on counts from aerial photographs, the other from ground counts. For modelling we have retained only the higher of the two annual Quebec values (Table 2) because the surveys appear to yield low estimates. The US values, generally derived from smaller samples, were used only to estimate values for the missing years 1965–68, from the linear regression:

$$\%\ \text{juvenile Quebec} = 0.795\,(\%\ \text{juvenile US}) + 8.95.$$

The Quebec values are plotted in Fig. 2, which shows that reproductive success fluctuates considerably from year to year and in an apparently random (in the mathematical sense) fashion.

3. Hunting kills

Hunting kills of Snow Geese are estimated annually in both countries in the course of national surveys designed for all migratory waterfowl species (see Boyd and Finney 1978). Greater Snow Goose kill areas are geographically restricted in both countries, which renders kill estimates less accurate than for other species that are hunted more widely. Some field biologists believe the national surveys overestimate the Greater Snow Goose kill (*A Greater Snow Goose management plan* 1981), but a special survey conducted in Quebec from 1978 to 1980 (Hyslop and Wendt 1982) suggested an underestimation. In earlier population modeling exercises (*A Greater Snow Goose management plan* 1981; Reed *et al.* 1981) it was judged that the national surveys provided acceptable estimates. For the sake of consistency we have taken the Canadian kill as that reported by the national survey for all Snow Geese (*Anser c. caerulescens, A. c. atlanticus*) in southern Quebec (zone 1) and the American kill as that of all Snow Geese for the Atlantic Flyway States (*A Greater Snow Goose management plan* 1981 and more recent CWS and USFWS unpublished data).

Table 3 gives estimates of hunting kills in Canada since 1967 and in the United States since resumption of the hunt in 1975. The total hunting kill has fluctuated considerably over the 18-year period, showing an increasing trend, especially since 1975. After a ban of more than 40 years, the US hunt was not great at the start, but built up rapidly as American hunters learned how and where to hunt Greater Snow Geese. American kill figures appear to be independent of juvenile percentages, perhaps because the young birds, having experienced the Canadian hunt, are less vulnerable to the gun when reaching the United States. The relationship between Canadian hunting kills and juvenile percentages is difficult to quantify, because the hunting kill is influenced by weather, the length of the flocks' stay, the birds' social behaviour, and other factors (Reed *et al.* 1981). In the absence of identifiable parameters that would help to explain the numbers of hunting kills, we assume in this study that hunting success is random.

Table 3
Estimated numbers of Greater Snow Geese killed by sport hunters in Canada and the USA

Year	Canada	USA	Total
1967	16 800	—	16 800
1968	2 700	—	2 700
1969	3 300	—	3 300
1970	25 300	—	25 300
1971	13 300	—	13 300
1972	6 100	—	6 100
1973	26 200	—	26 200
1974	9 000	—	9 000
1975	31 400	8 500	39 900
1976	25 100	12 300	37 400
1977	20 100	28 200	48 300
1978	41 200	21 600	62 800
1979	23 400	25 000	48 400
1980	54 400	27 300	81 700
1981	29 500	13 500	43 000
1982	40 700	21 700	62 400
1983	45 300	40 400	85 700

4. Annual population balance

Taking the spring population $P(k)$[1] as a reference and assuming a fixed mean annual natural survival rate m (i.e., accounting only for non-hunting mortality), we have developed the population balance chart shown in Fig. 3. The fall population can be written as:

$$PA(k) = \sqrt{m}P(k) + J(k)$$

where $J(k)$, the number of juveniles in the fall population, is calculated from the juvenile percentage $R(k)$ measured in the fall and $\sqrt{m}$ is the semi-annual survival rate, assumed to be the same in both halves of the year:

$$R(k) = \frac{100\,J(k)}{\sqrt{m}P(k) + J(k)}$$

from which we obtain the number of juveniles:

$$J(k) = \frac{R(k)\,\sqrt{m}P(k)}{100 - R(k)}$$

and then the fall population:

$$PA(k) = \frac{100\,\sqrt{m}P(k)}{100 - R(k)}$$

in terms of the juvenile percentage and the spring population. By subtracting Canadian and American hunting kills, $C(k)$ and $D(k)$, we obtain the US winter population:

$$PH(k) = \frac{100\,\sqrt{m}P(k)}{100 - R(k)} - C(k) - D(k)$$

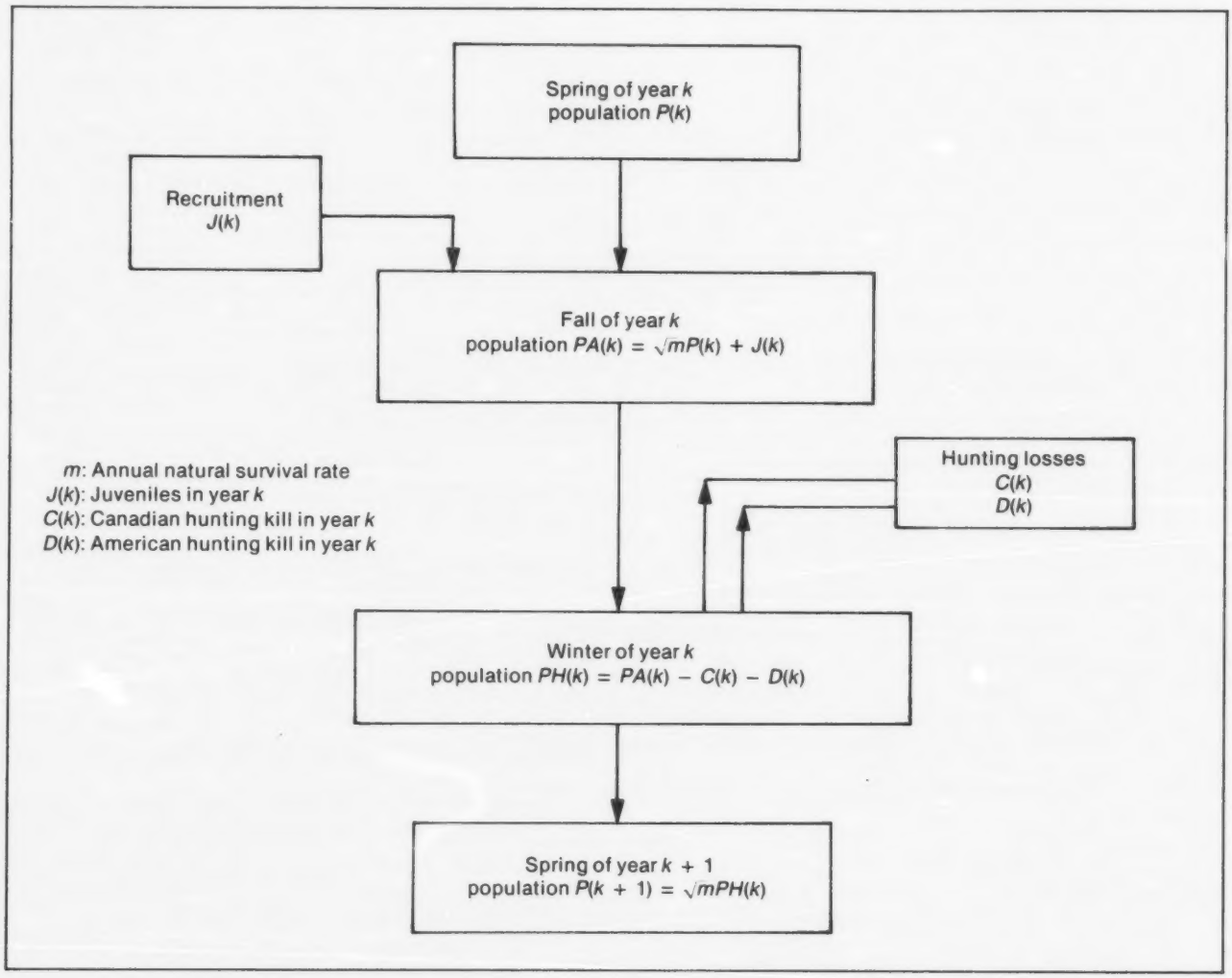
and finally the population for the following spring:

$$P(k+1) = \frac{100\,mP(k)}{100 - R(k)} - \sqrt{m}\,|C(k) + D(k)| \qquad [1]$$

Formula [1] gives the population balance from one spring to the next taking into account reproduction, natural (non-hunting) mortality, and hunting kills.

[1] k designates the year: e.g., $P(k)$ = population, spring 1980; $PA(k)$ = population, autumn 1980; $PH(k)$ = population, winter 1980/81; $P(k+1)$ = population, spring 1981

Figure 3
Annual population balance


Spring of year k
population P(k)
Recruitment
J(k)
Fall of year k
population PA(k) = √mP(k) + J(k)
m: Annual natural survival rate
J(k): Juveniles in year k
C(k): Canadian hunting kill in year k
D(k): American hunting kill in year k
Hunting losses
C(k)
D(k)
Winter of year k
population PH(k) = PA(k) − C(k) − D(k)
Spring of year k + 1
population P(k + 1) = √mPH(k)

5. Estimation of natural survival rate

The literature on Greater Snow Geese gives little information on individual longevity or the natural survival rate. The annual natural survival rate can be estimated by determining the value m that minimizes the sum of the standard deviations between the measured values for the spring population and those calculated using formula [1]:

$$\underset{m}{\text{minimize}} \sum_{k=1967}^{1980} \left[P(k+1) - \frac{100\, m^2\, P(k)}{100 - R(k)} + \sqrt{m} C(k) + \sqrt{m} D(k) \right]^2$$

where $P(k)$ is the spring populations from Table 1, $R(k)$ is the Canadian juvenile percentages from Table 2, and $C(k)$ and $D(k)$ are the Canadian and American hunting kills from Table 3. The problem is formulated only for the period starting in 1967, the first year for which hunting kill data are available. The minimization calculation, made using the SAS software PROC NLIN procedure, gives a result of $m = 0.895$ with a confidence interval of [0.812, 0.982]. This yields an annual mortality rate of 10.5%, with a confidence interval of [2.8%, 19.8%]. In an exceptionally detailed study involving resightings of individually marked Barnacle Geese (*Branta leucopsis*), on which there was no open hunting season, Owen (1982) estimated total annual mortality at 11.5% for adults and 16.8% for juveniles. Our estimate therefore seems plausible. Our large confidence intervals are not surprising in view of the imprecise nature of some of the raw data used in calculation of the mortality rate and the likelihood that the rate varies somewhat from year to year (Owen 1982). For the remainder of the study we assume that the population has a fixed annual survival coefficient of $m = 0.895$.

6. Correction of data

The population balance formula [1] can be used to detect anomalies in the data and make certain corrections. First, it is necessary to correct the spring population estimates for the years 1965–68, which are incompatible with the corresponding fall estimates. Because the American winter population estimates for the same years are consistent, the figures for the subsequent springs can be obtained by multiplying the US figures by the semi-annual survival coefficient $\sqrt{m} = 0.946$. This gives:

year k	spring population $P(k)$	hunting kills $C(k)$
1965	44 000	5 100
1966	41 000	20 100
1967	56 600	
1968	47 800	

where the hunting kills for 1965–66 are obtained by subtracting American from Canadian fall population values for the corresponding years.

Assuming that the spring population figures are fairly accurate, we must still verify the consistency of the juvenile percentages and hunting kills. Formula [1] can be used to calculate hunting kills from spring populations and juvenile percentages; this yields hunting kill figures that, in comparison with the established estimates, are doubtful. In particular, a number of negative values are obtained, suggesting that some juvenile percentages have been underestimated. On the other hand, using the same formula to calculate juvenile percentages from the other parameters, we obtain values that are fairly consistent with the observations from Quebec that were sometimes based on small fall samples. The observed (Table 2) and adjusted (Table 4) juvenile percentages are plotted in Fig. 4. The two chronological series are similar in appearance and, except for 1968, vary only in magnitude. The adjusted juvenile percentages $R(k)$ can be used to estimate the fall population in Canada with the formula:

$$PA(k) = \frac{100\sqrt{m}P(k)}{100 - R(k)} \qquad [2]$$

where $P(k)$ represents the spring populations. The estimated populations with those for the preceding springs are plotted in Fig. 5. The spring population net growth rates, calculated using the formula:

$$100\,[P(k+1) - P(k)]/P(k)$$

are plotted in Fig. 6.

Table 4
Hunting rates for Greater Snow Geese and adjusted juvenile percentages

Year k	Hunting rates (% of fall population) Canada $S(k)$	USA $T(k)$	total	Adjusted juvenile percentage $R(k)$
1965	10.5	—	10.5	14.2
1966	25.2	—	25.2	51.4
1967	24.9	—	24.9	20.5
1968	3.6	—	3.6	40.0
1969	3.4	—	3.4	33.6
1970	16.3	—	16.3	45.5
1971	8.5	—	8.5	25.2
1972	3.9	—	3.9	18.9
1973	13.1	—	13.1	32.6
1974	5.2	—	5.2	9.0
1975	14.6	4.6	19.2	32.3
1976	12.2	6.8	19.0	24.1
1977	8.0	12.2	20.2	39.9
1978	17.0	10.7	27.7	24.9
1979	9.8	11.6	21.4	32.6
1980	20.7	13.1	33.8	35.1
1981	13.7	7.3	21.0	24.9
1982	15.8	10.0	25.8	40.2
1983	13.8	15.3	29.1	46.4
1984	—	—	—	37.6

Figure 4
Juvenile percentages of Greater Snow Geese, observed and adjusted

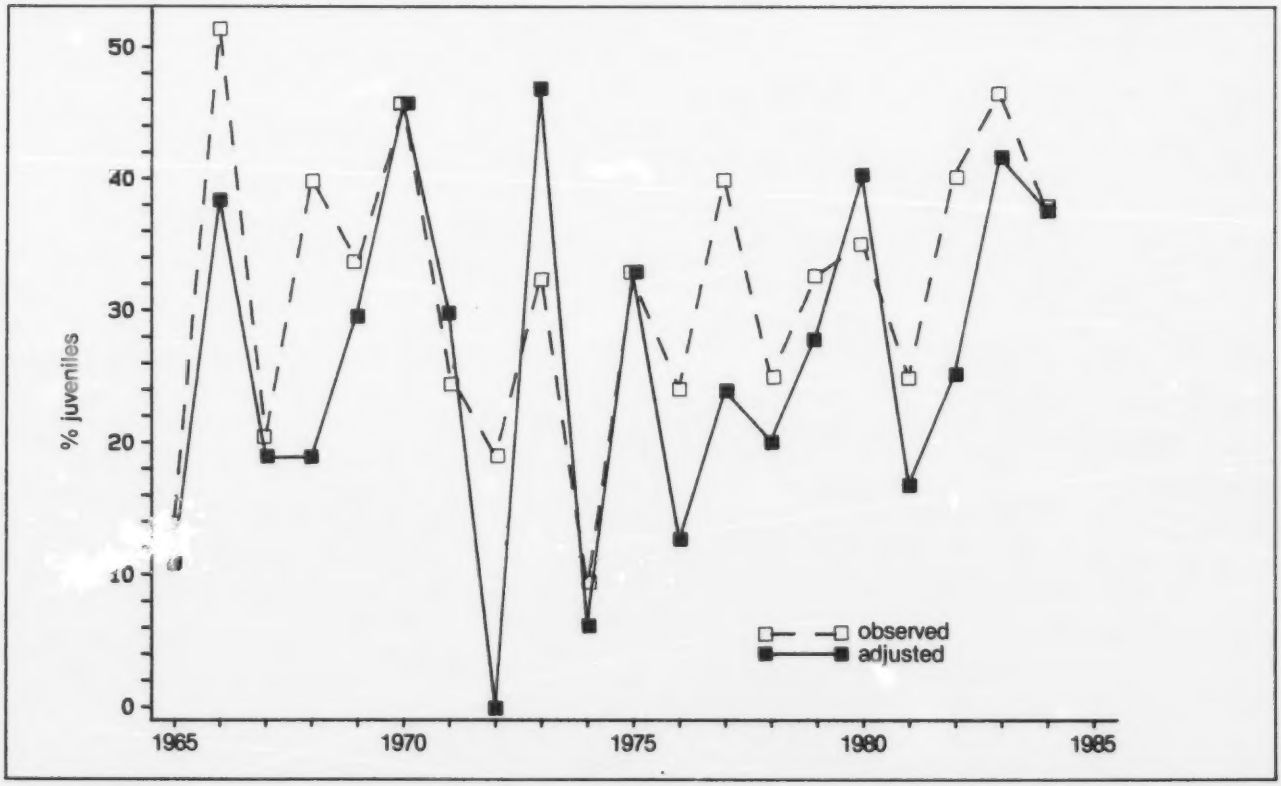


Figure 5
Adjusted estimates of Greater Snow Goose populations during spring and fall

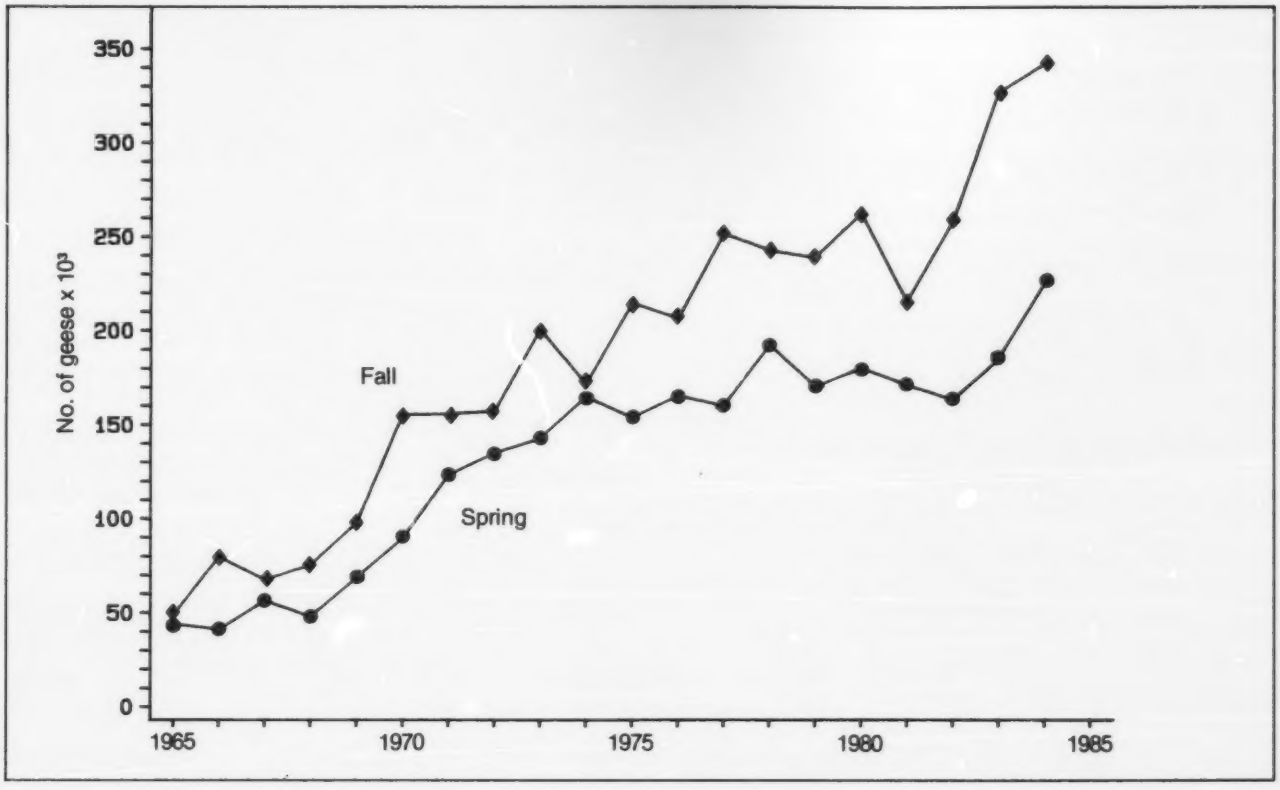
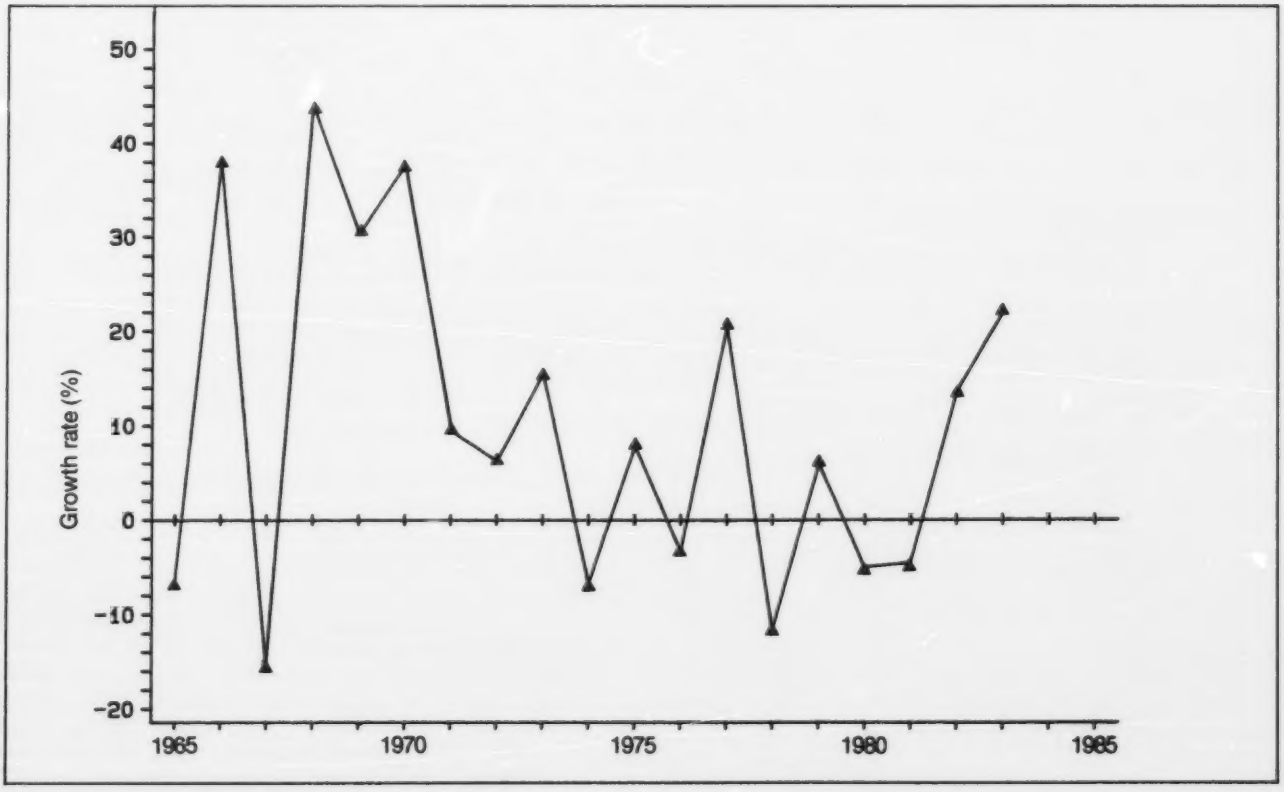


Figure 6
Greater Snow Goose spring-to-spring growth rates



7. Hunting rates

Because recruitment is expressed as a percentage, hunting kills must be represented in the same manner. The Canadian hunting rate is calculated using the formula:

$$S(k) = 100\,\frac{C(k)}{PA(k)} \qquad [3]$$

where $C(k)$ is the size of the Canadian hunting kill and $PA(k)$ is the fall population in Canada derived from formula [2]. The American hunting rate, which must take into account the earlier Canadian hunt, is calculated from the formula:

$$T(k) = 100\,\frac{D(k)}{PA(k) - C(k)} \qquad [4]$$

where $D(k)$ is the size of the American hunting kill. The calculated hunting kill rates appear in Table 4, which also shows the corrected juvenile percentages. The hunting rates are plotted in Fig. 7; they too vary, essentially at random. In 1968 and 1969 the juvenile percentages were very high and the hunting rates very low. In addition to contributing to an immediate population gain, the many juveniles from those years that did not fall victim to the hunt went on to form a large group of young breeders in 1971 and 1973. They thus ensured high juvenile percentages in subsequent years, accompanied in 1971, 1972, and 1974 by very low hunting rates. This explains the spectacular population increase between 1968 and 1975 and shows that a series of favourable chance occurrences can lead to rapid population growth. It also suggests that a series of unfavourable circumstances could cause a correspondingly steep decline in the population.

8. Model equations

From formulas [2] and [3] we can derive an expression for the Canadian hunting kill:

$$C(k) = \frac{S(k)\,\sqrt{m}\,P(k)}{100 - R(k)} \qquad [5]$$

From this formula, with [2] and [4], we can also represent American hunting kill:

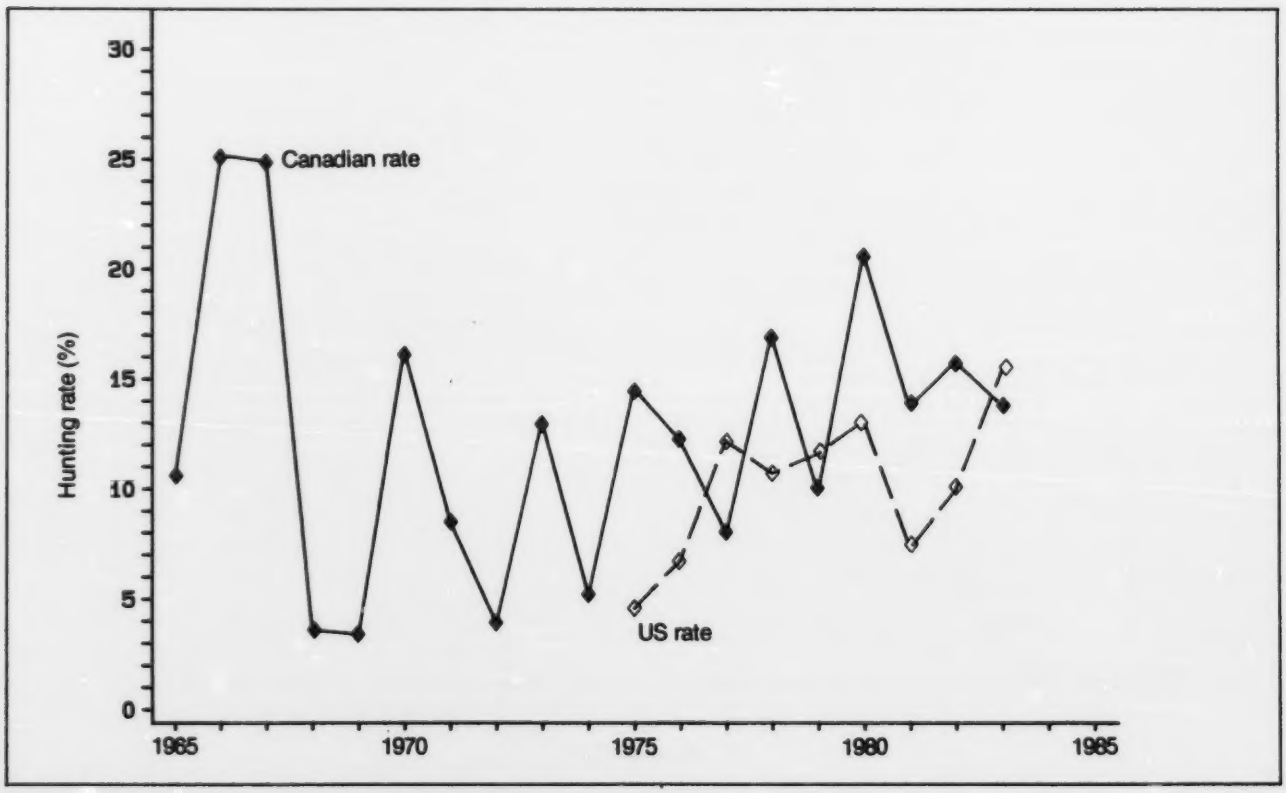
$$D(k) = \frac{\sqrt{m}\,P(k)}{100 - R(k)}\left[T(k) - \frac{S(k)\,T(k)}{100}\right] \qquad [6]$$

Insertion of these formulas for $C(k)$ and $D(k)$ into balance equation [1], after simplification, yields the relation:

$$P(k+1) = \frac{m\,P(k)}{100 - R(k)}\left[100 - S(k) - T(k) + \frac{S(k)\,T(k)}{100}\right] \qquad [7]$$

which gives the spring population in year $k + 1$ based on the natural survival coefficient m, the juvenile percentage $R(k)$, and the Canadian and American fall hunting rates $S(k)$ and $T(k)$ for year k. This recurrent relationship can be

Figure 7
Canadian and American hunting rates for Greater Snow Geese



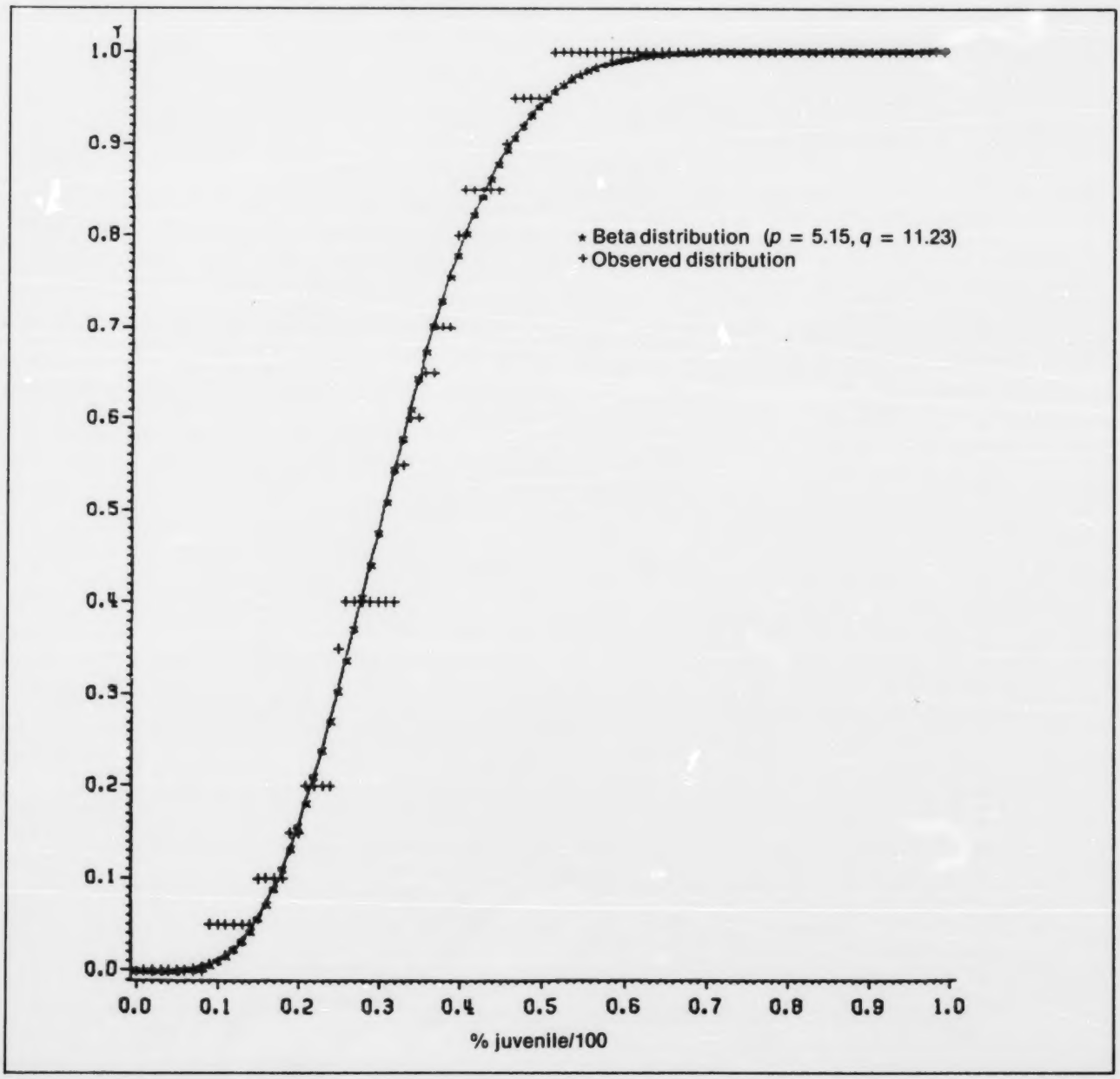
used as a model for population growth. The model, with discrete time periods, is too simple to have good theoretical properties. To improve it would require the addition of a function that, while taking into account the carrying capacity of the range, would link hunting rates to juvenile percentages and population levels while also compensating for hunting effort. However, Clark (1976, Ch. 7) showed that for models of this type any population $P(k)$ is at equilibrium, but the equilibrium is neither stable nor unstable. That is undesirable in a predictive model.

9. Probability distributions for percentages of juveniles and hunting rates

The corrected juvenile percentages listed in Table 4 and plotted in Fig. 4 are highly random from one fall to the next. For the purpose of the simulation, a probability distribution is estimated to reproduce this phenomenon. Examination of the juvenile percentages suggests that a Beta distribution may be suitable. If x is defined as the proportion of juveniles (%/100), $0 \leqslant x \leqslant 1$, a Beta distribution may be written as follows:

$$f(x; p, q) = \frac{1}{B(p, q)} x^{p-1} (1 - x)^{q-1}$$

Figure 8
Probability distribution for juvenile percentages of Greater Snow Geese



where p and q are parameters that can be determined by the method of moments:

$$p/(p + q) = \bar{x} = 0.314$$
$$pq/(p + q)^2 (p + q + 1) = s^2 = 0.0124$$

where $\bar{x}$ is the mean of the observed values and s^2 is the variance. Resolution of these two equations yields:

$$p = 5.15,\ q = 11.23$$

To ensure that this probability distribution is acceptable, we conducted a Kolmogorov significance test, which consists of comparing the experimental distribution function:

$$F_n(x) = \frac{i}{n} \quad \text{if } x(i) \leqslant x \leqslant x(i + 1)$$

$i = 1, \ldots, 19$, $x(0) = 0$, $x(20) = 1$, where $x(i)$ are observations, and the Beta distribution function:

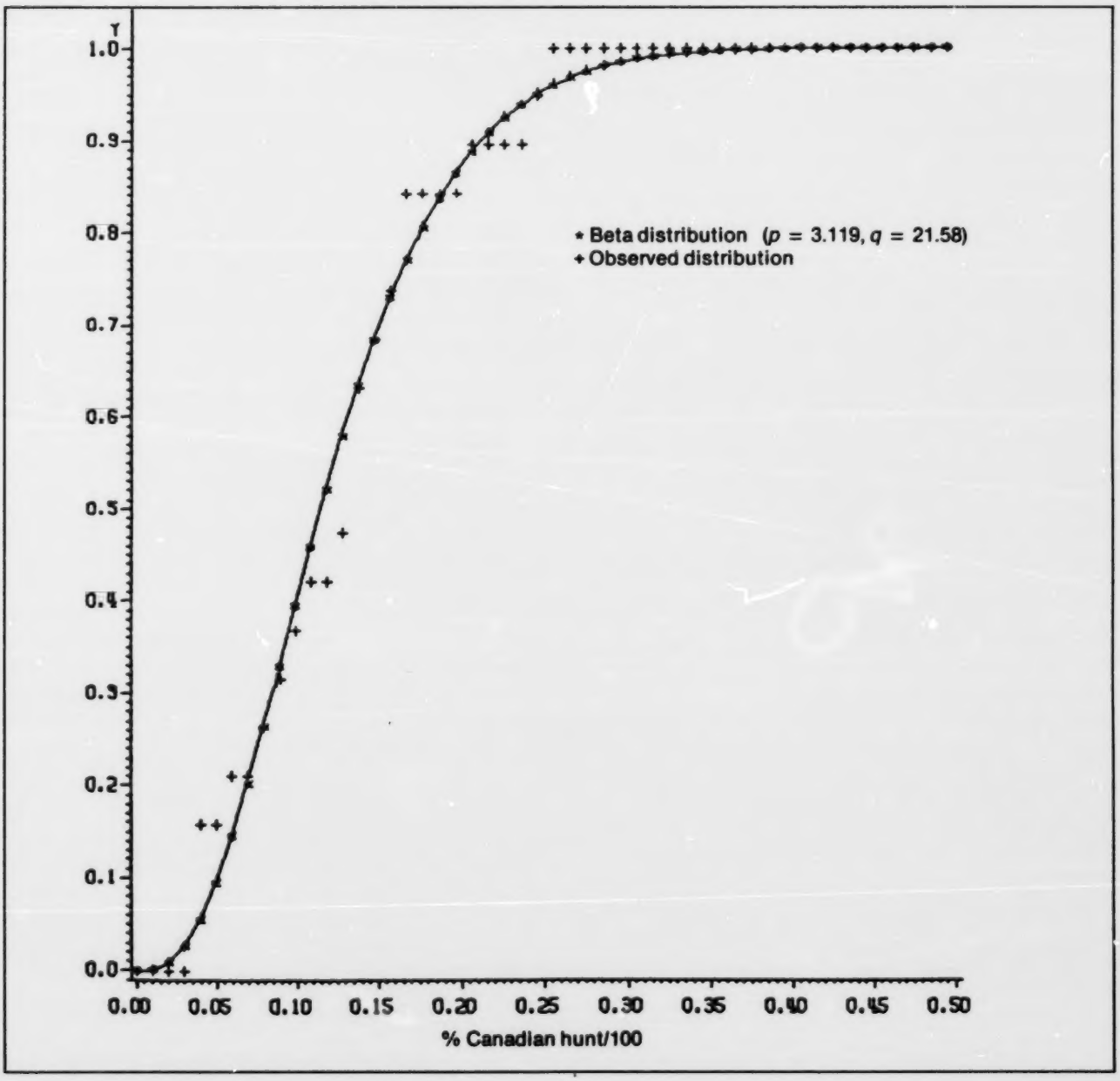
$$F(x; p, q) = \int_0^x \frac{1}{B(p, q)} y^{p-1} (1 - y)^{q-1}\, dy$$

by measuring the maximum deviation:

$$D = \max_x |F_n(x) - F(x; p, q)|,\ x = 0.00, 0.01, \ldots, 0.79$$

The calculated maximum deviation was $D = 0.145$; the 5% rejection criterion is $D \geqslant 0.301$. The Beta distribution

Figure 9
Probability distribution for Canadian hunting rates for Greater Snow Geese



function $F(x; p, q)$ and experimental distribution function $F_n(x)$ are plotted in Fig. 8.

The Canadian hunting rates shown in Fig. 7 also appear to be highly random. Since the mean and variance of $S(k)/100$ are:

$$\bar{x} = 0.123, \quad s^2 = 0.0048$$

a Beta function can be estimated with parameters:

$$p = 3.12 \text{ and } q = 21.5$$

The Kolmogorov test yields a maximum deviation of $D = 0.107$ between the Beta distribution function and the experimental distribution function in Fig. 9, making the probability distribution acceptable.

While we have few data on the American hunting rate $T(k)$, a fit can be obtained with a Beta distribution. The mean and variance of $T(k)/100$ being:

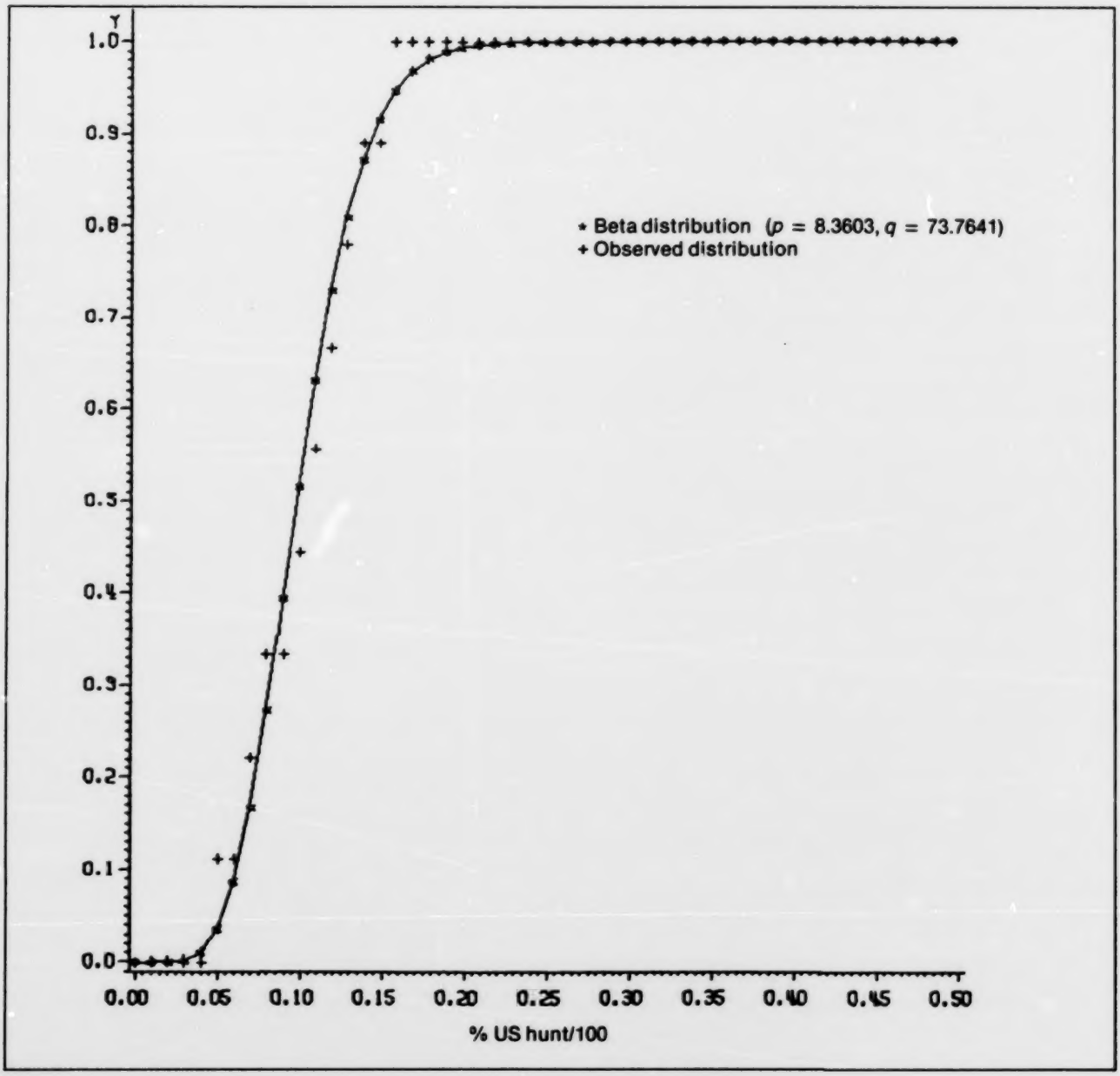
$$\bar{x} = 0.102, \quad s^2 = 0.0011$$

the parameters are:

$$p = 8.369 \text{ and } q = 73.76.$$

The maximum deviation between the Beta distribution function and the experimental distribution function in Fig. 10 is $D = 0.076$, meaning that this probability distribution is also acceptable.

Figure 10
Probability distribution for American hunting rates for Greater Snow Geese



Each spring, while it stages in the St. Lawrence estuary, the Greater Snow Goose population is censused using aerial photography. This photograph shows a flock of some 5000 Greater Snow Geese near Isle-Verte, Quebec, on 3 May 1985.

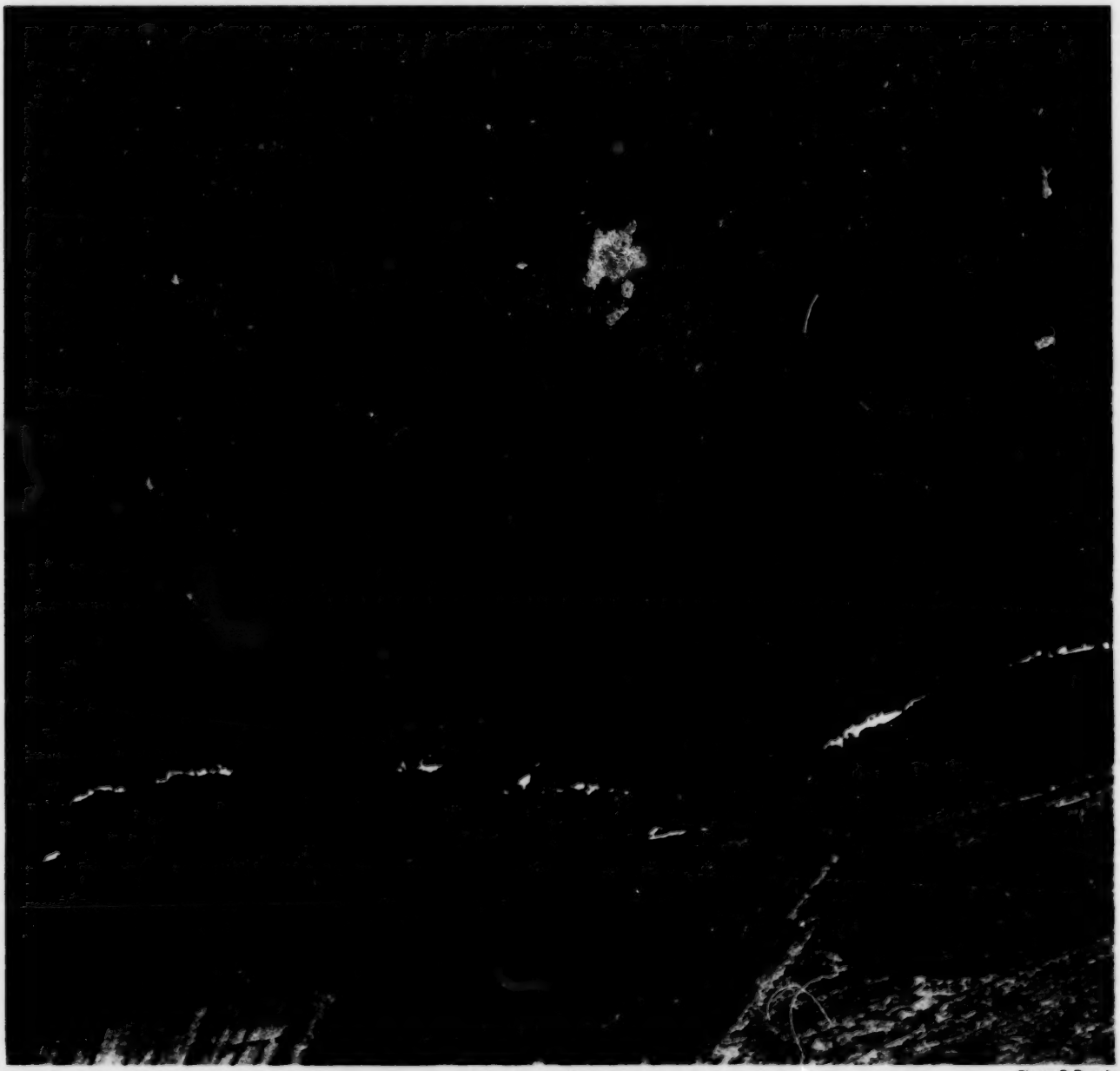


Photo: P. Dupuis

Results

1. Simulation and scenarios

Formula [7] yields a stochastic model for simulating population growth when juvenile percentages $R(k)$ and hunting rates $S(k)$ and $T(k)$ are considered random variables distributed in accordance with the probability distributions estimated from the data. To generate those variables, different random numbers are produced simultaneously over the interval [0, 1], from which $R(k)$, $S(k)$ and $T(k)$ are calculated by applying the inverse function of each of the corresponding probability distributions. The model is available in the form of a program for IBM PC microcomputers equipped with a graphics card and colour monitor. Figures 11–21 illustrate the results of a number of experiments conducted with the program to show the relative influence of the survival parameter and random variables on population growth.

Figure 11 shows the plots of 40 simulations for 20 years starting in 1984 with the estimated natural survival rate $m = 0.895$ (10.5% natural mortality); population growth is unpredictable and chaotic. The mean values and range of standard deviations shown in Fig. 12 indicate a tendency toward positive population growth. This is to be expected, because the probability functions were derived from data for a period when the population exhibited strong growth.

Replacing the natural survival rate with a lower value $m = 0.82$ (18% natural mortality) results in a tendency toward negative population growth (Fig.13). This adds to the credibility of the higher rate estimated from the data.

Figure 11
Predicted Greater Snow Goose population growth, 40 simulations with $m = 0.895$

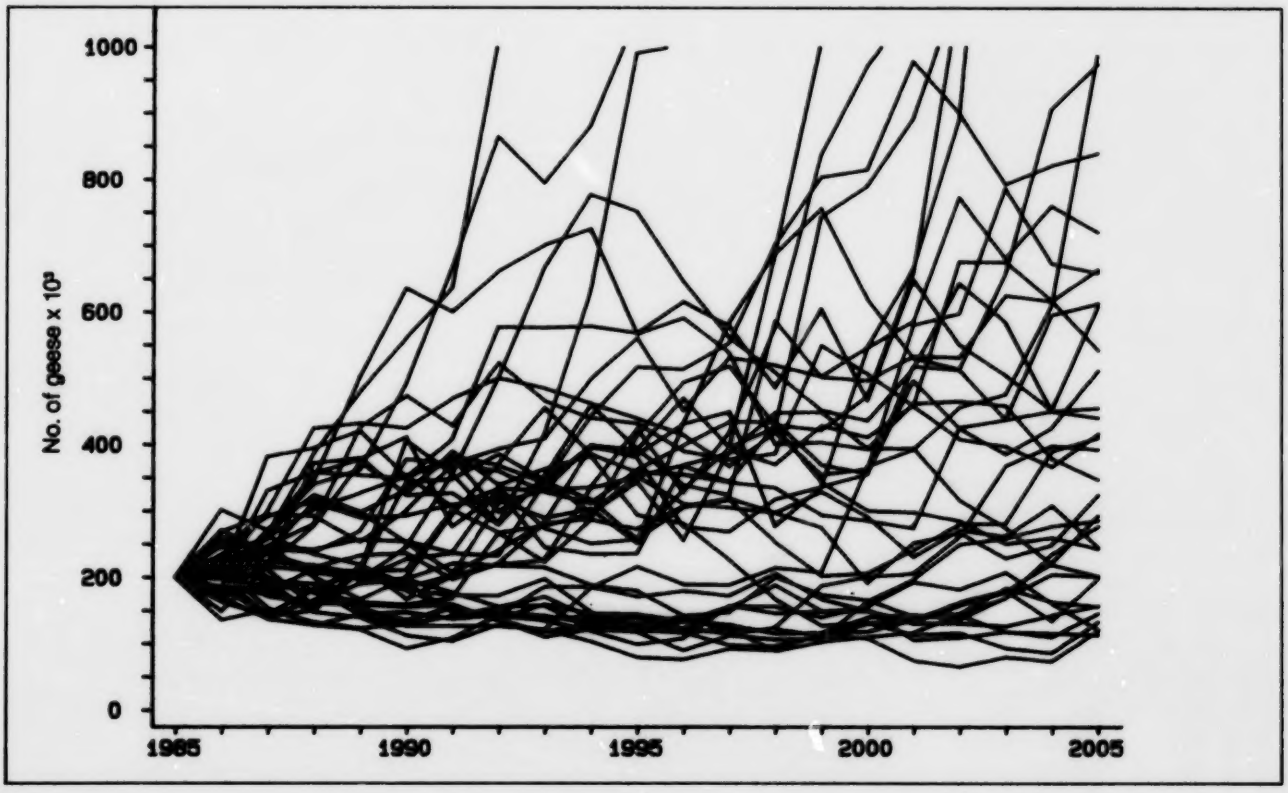


Figure 12
Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, $m = 0.895$

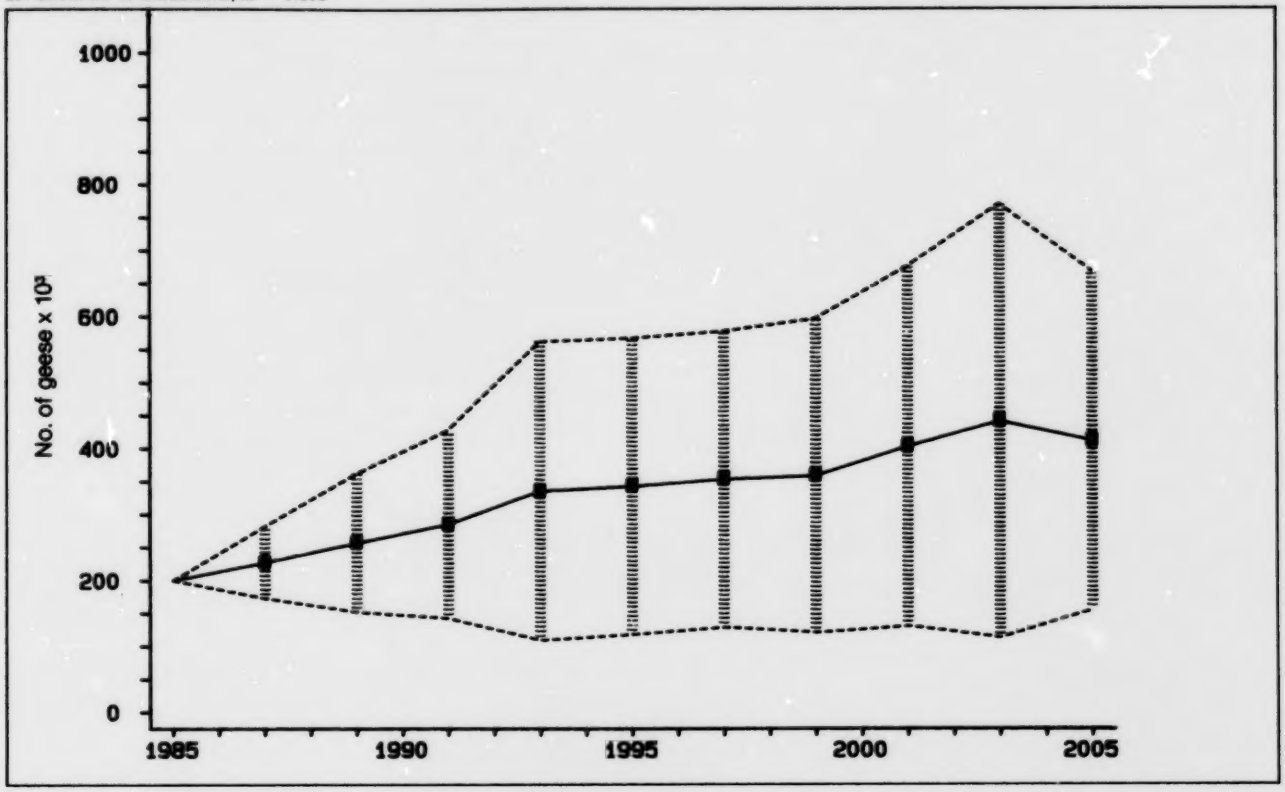


Figure 13
Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, with reduced natural survival ($m = 0.82$)

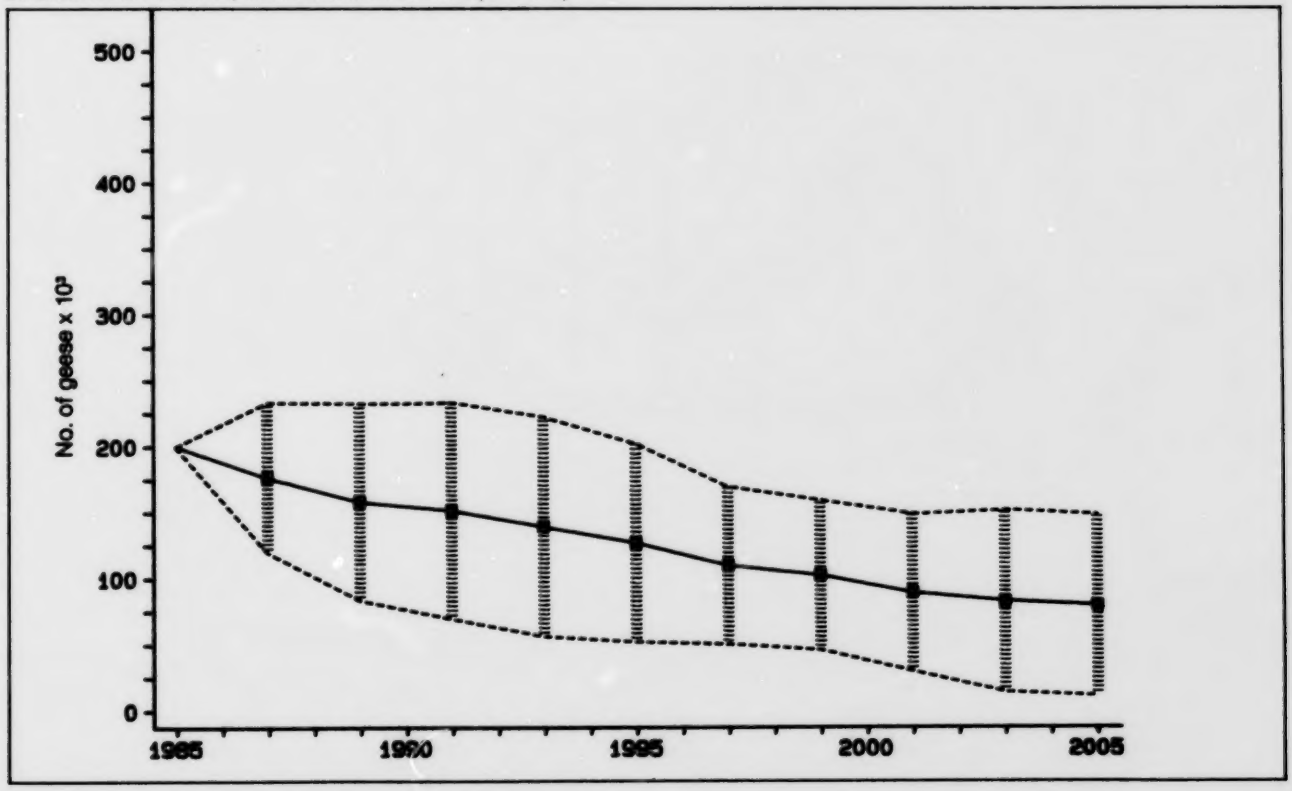


Figure 14
Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, with reduced reproductive success (juv. % × 0.75)

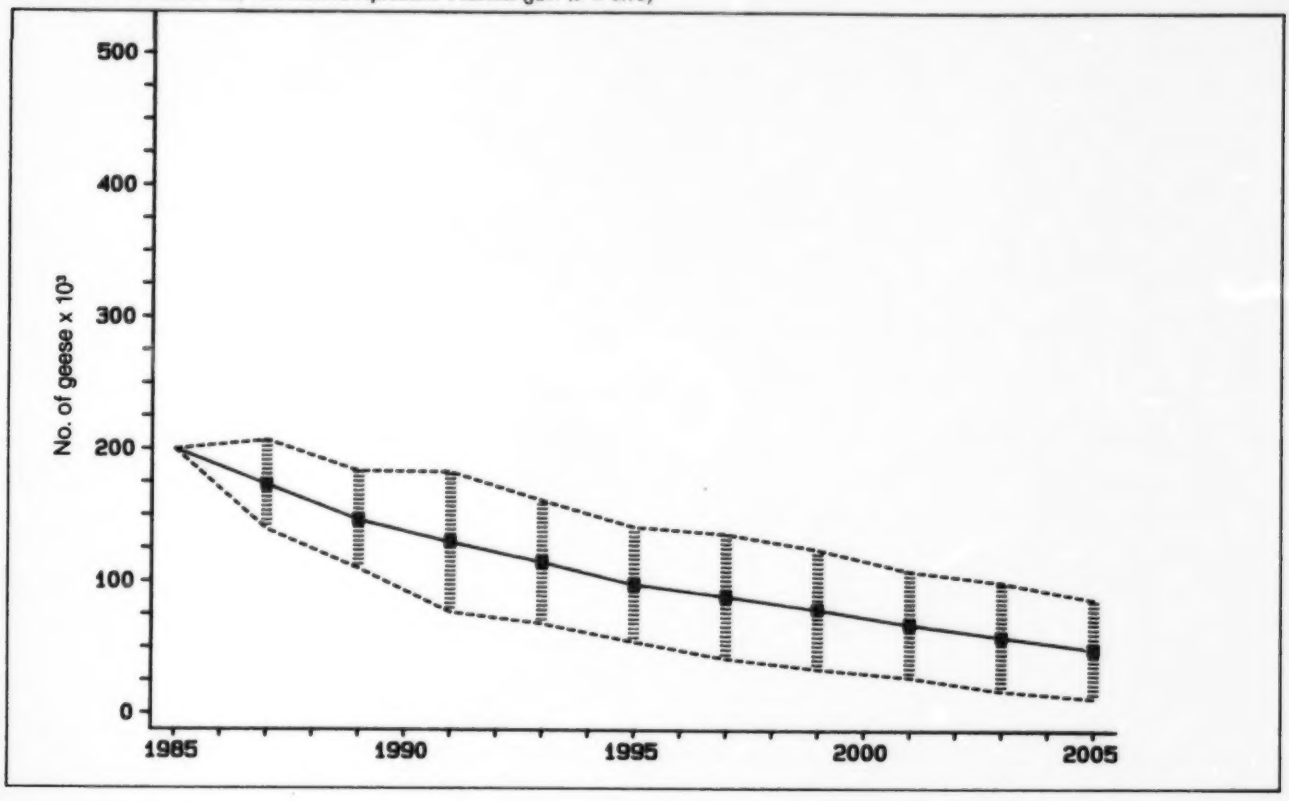


Figure 15
Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, with increased reproductive success (juv % × 1.25)

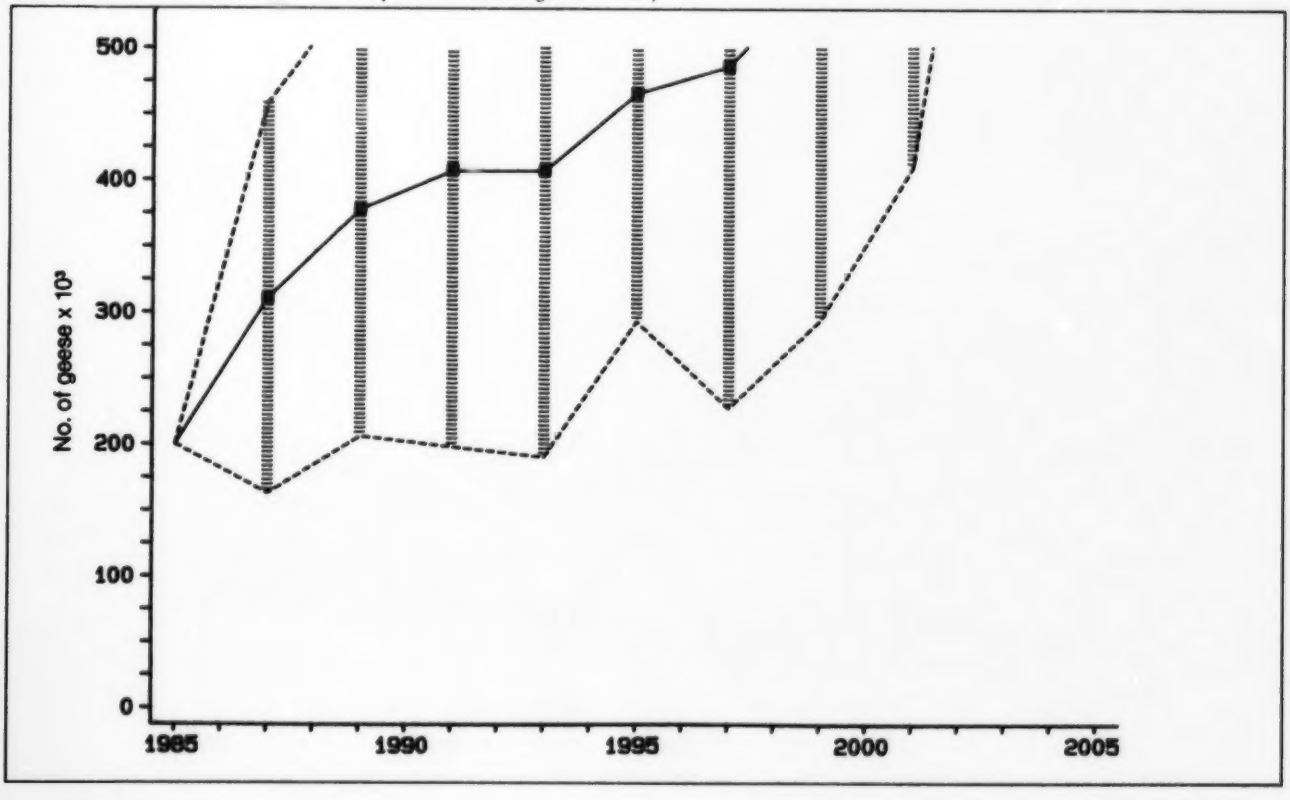


Figure 14 indicates that consistently reducing the generated juvenile percentages by one-quarter leads to rapid population decline. On the other hand, increasing the juvenile percentages by one-quarter produces an incredible population explosion (Fig. 15). This demonstrates the very high sensitivity of the population (or the model) to fluctuations in juvenile percentages.

Reducing the generated hunting rates by one-quarter yields a strong population increase (Fig. 16), suggesting that hunting kill is slowing down population increase. Raising hunting rates by one-quarter results in a slow decline (Fig. 17).

Five successive years of poor reproductive success (juvenile percentage = 10%) would cause the population to drop quickly to its 1965 level (Fig. 18); the success rate is then allowed to return to normal, and the population slowly starts to grow again. A constant juvenile percentage of 31.4% keeps the population stable at its 1985 level (Fig. 19). Figure 20 suggests that without the American hunt the population might have exhibited even more rapid growth since 1975.

Figure 21 shows the mean values and range of standard deviations of 40 simulations for 1964–84, as well as the observed population values. With the exception of one year the observed curve fell within the limits of the model's curve, which gives credibility to the model. On a more refined scale, however, the real population grew more rapidly from 1969 to 1974 than the average growth predicted by the model. From then on the two curves move in parallel. The dephasing of the two curves is the result of the chance occurrence of abnormally favourable combinations of low hunting kills and high juvenile percentages between 1968 and 1974.

Figure 16
Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, with reduced hunting rate (hunt % × 0.75)

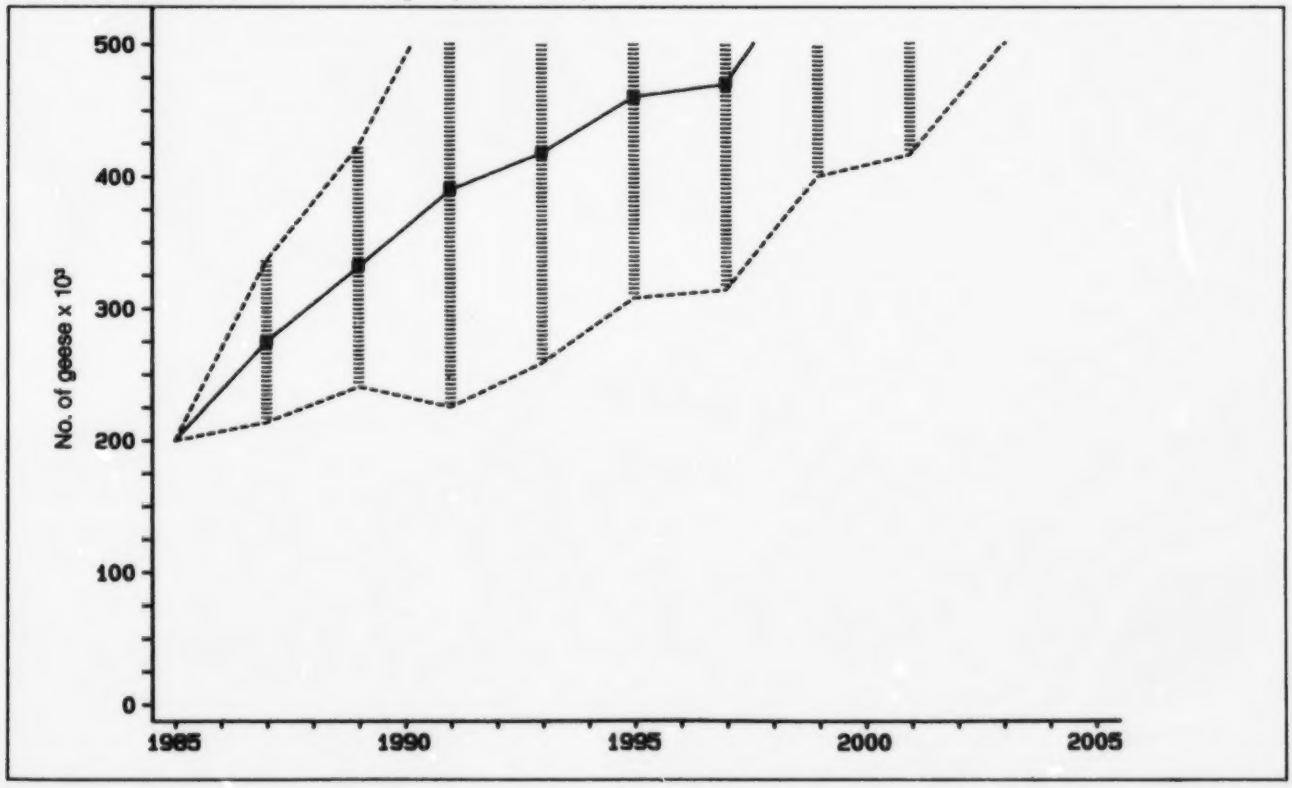


Figure 17
Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, with increased hunting rate (hunt % × 1.25)

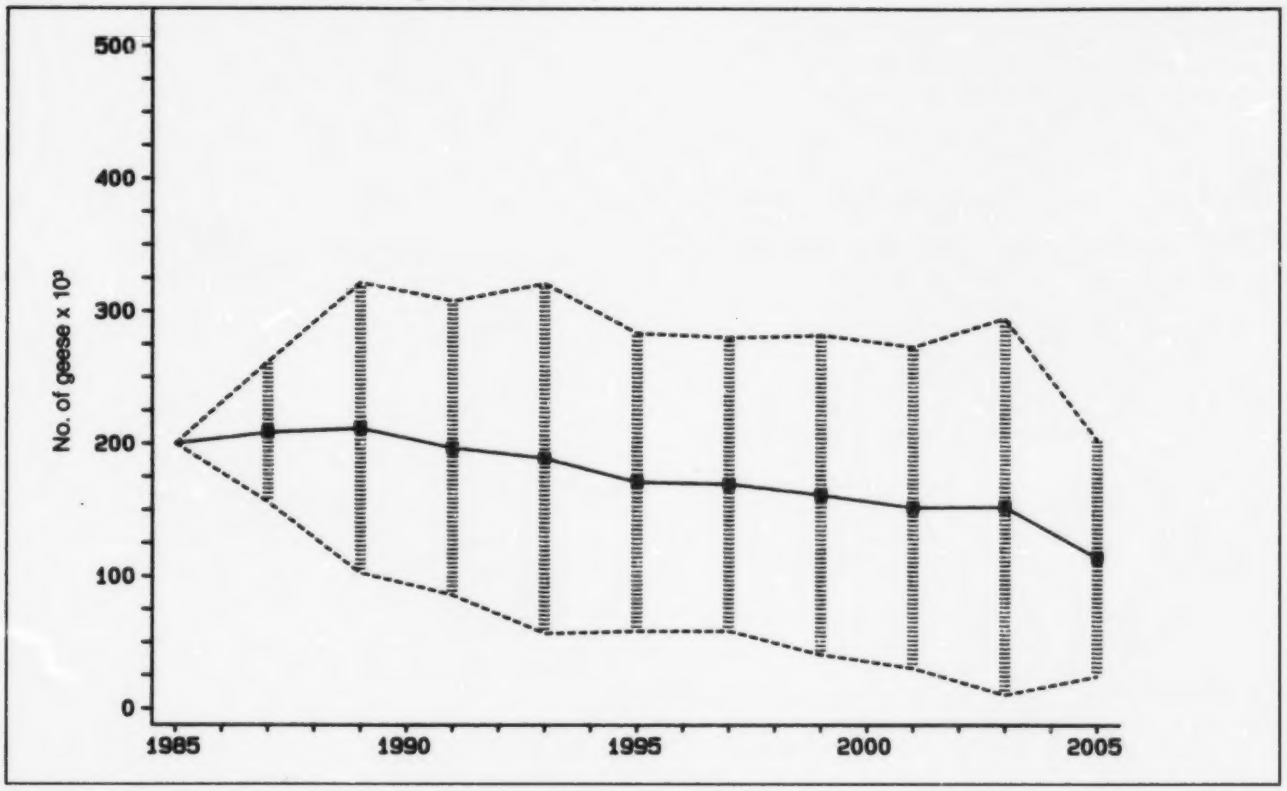


Figure 18
Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, with low (10%) reproductive success over the first 5 years

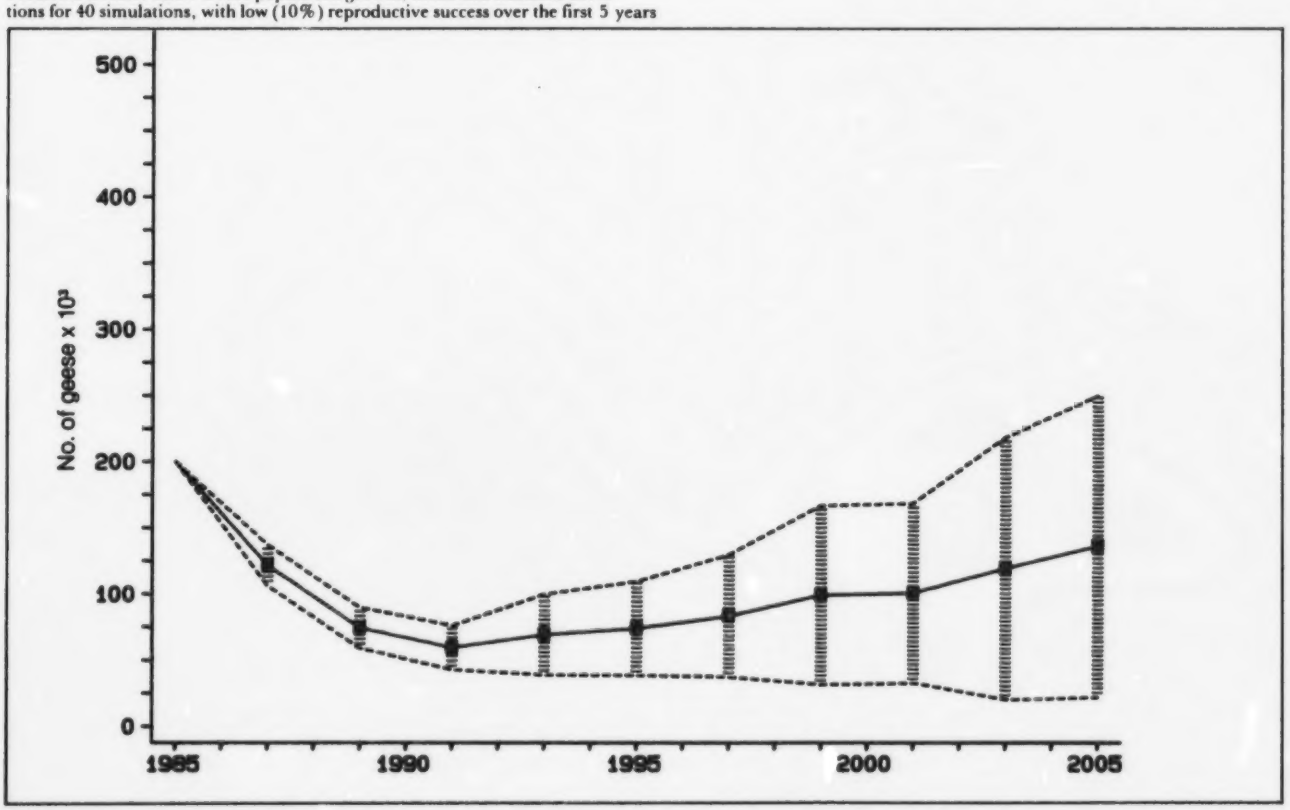


Figure 19
Predicted Greater Snow Goose population growth, mean and standard deviations for 40 simulations, with fixed annual reproductive rate (juv % = 31.4)

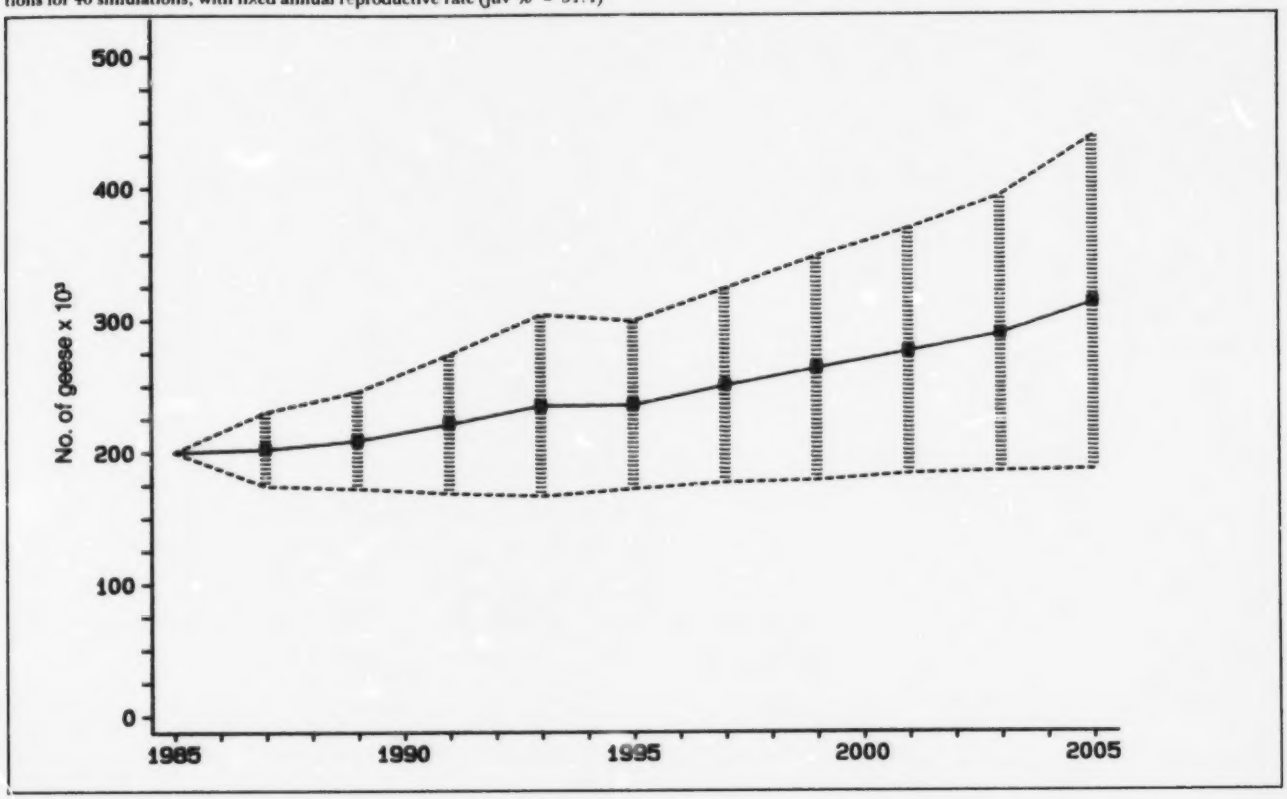


Figure 20
Predicted Greater Snow Goose population growth, with and without the American hunt

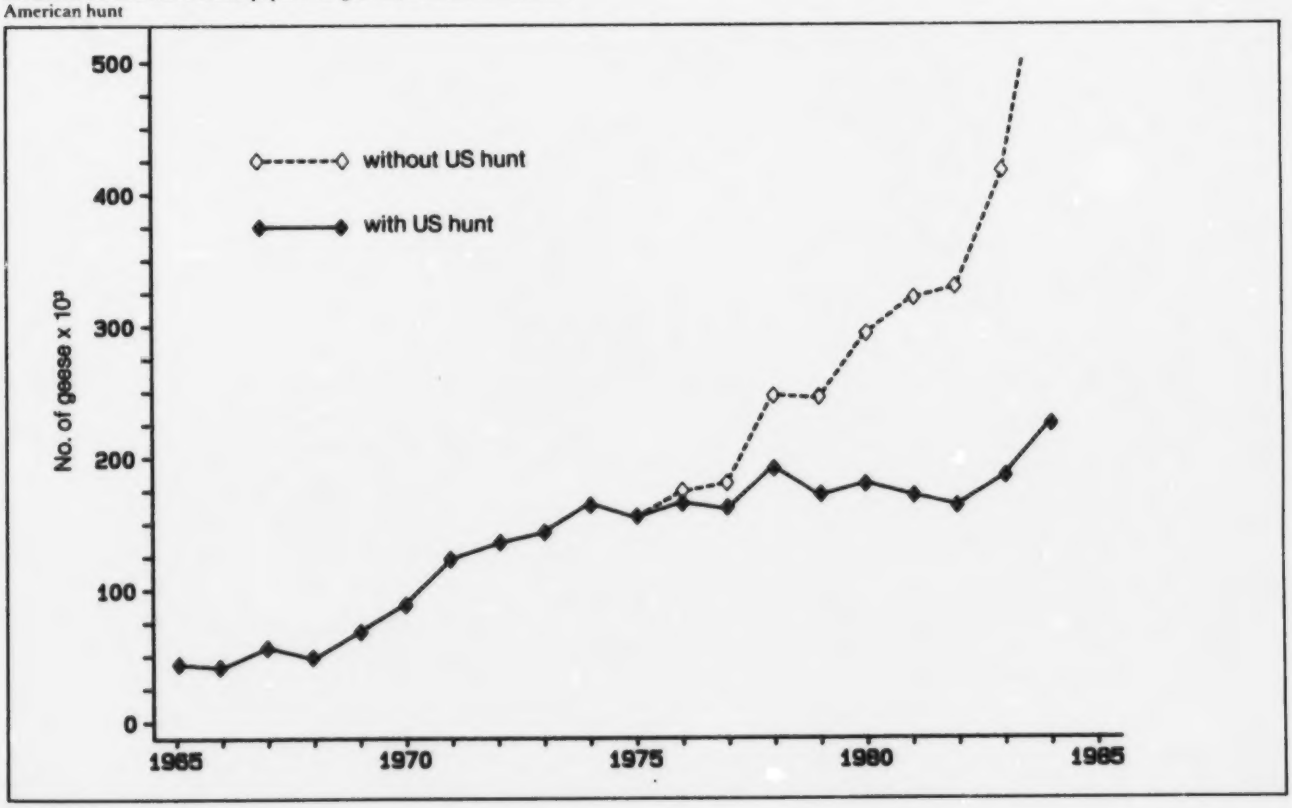
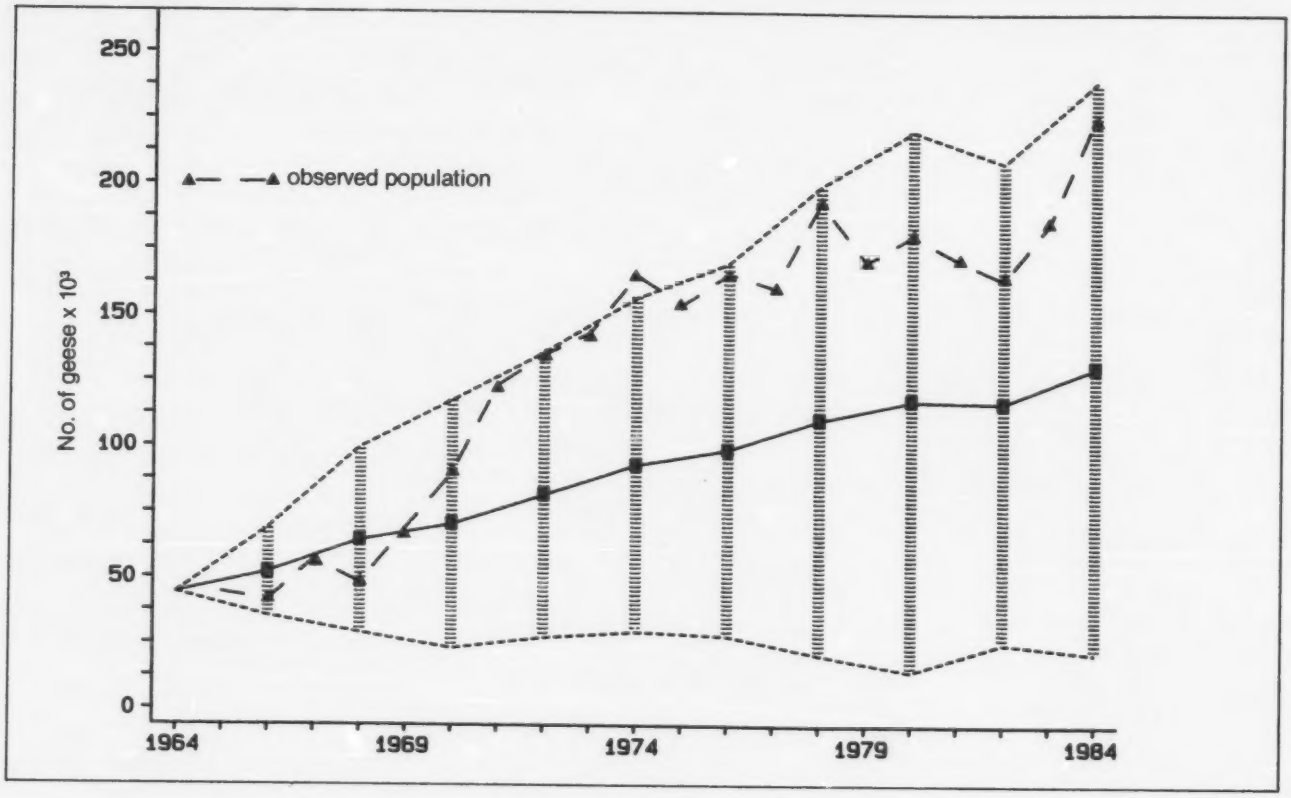


Figure 21
Comparison of 40 model simulations with the observed growth of the Greater Snow Goose population



During fall migration the juvenile geese, then about three months old, are easily distinguished by their grey plumage, which contrasts with the white plumage of the adult.

Photo: A. Reed

Conclusions

This paper describes a stochastic model capable of convincingly re-creating recent trends in the Greater Snow Goose population and permitting simulation of future population trends under various scenarios. In designing the model we assumed that the population figures measured in the spring were fairly accurate, that hunting kills had not been overestimated, and that juvenile percentages measured in the fall might have been generally underestimated. The model also assumes that hunting kills are random, an assumption that is clearly not totally accurate. This very basic model does not take into account the carrying capacity of the range or other ecological conditions. Moreover, the model assumes a uniform natural survival coefficient that does not account for annual variations in natural mortality caused by the age composition of the population, disease, or other factors.

A good knowledge of the spring population size, fall juvenile percentage, and hunting kills is indispensable for effective monitoring of population trends. Accurate juvenile percentages permit an accurate *a posteriori* calculation of hunting kills. We cannot stress too much the importance of good estimates of fall juvenile percentages based on larger samples than those available for certain past years (see Johnson *et al.* 1985 for further discussion on the importance of accuracy in modelling exploited waterfowl populations). Accurate measurements of fall and winter population size would appear not to be very important—the model can generate figures for these populations, which are difficult to survey.

Several factors warrant consideration in the design of models for the Greater Snow Goose population. One important inclusion would be a function to account for the carrying capacity of the range and other ecological conditions. There is also a need for a function relating hunting kill rates to population levels and juvenile percentages. Although kill rates contain a random component, they are undoubtedly linked to those parameters. At the same time, it would be desirable to include a relation quantifying hunting effort. Once these components have been added to the model, we will seek quantifiable objectives for which it should be possible to determine optimum hunting or management policies.

Literature cited

A Greater Snow Goose management plan. 1981. Prepared by the Canadian Wildlife Service, the US Fish and Wildlife Service, and the Atlantic Flyway Council. Can. Wildl. Serv. Ste. Foy. 68 pp.

Boyd, H.; Finney, G.H. eds. 1978. Migratory game bird hunters and hunting in Canada. Can. Wildl. Serv. Ottawa. Rep. No. 43. 127 pp.

Clark, C.W. 1976. Mathematical bioeconomics: The optimal management of renewable resources. John Wiley and Sons, Toronto. 352 pp.

Heyland, J.D. 1972. Vertical aerial photography as an aid in wildlife population studies. Proc. Can. Symp. Remote Sensing 1:Vol. 2: 121–136. Energy, Mines Resour. Can. Ottawa. 344 pp.

Hyslop, C.; Wendt, S. 1982. Kill of Greater Snow Geese in Quebec, 1978–80. Can. Wildl. Serv. Ottawa. Prog. Note 128. 11 pp.

Johnson, D.H.; Conroy, M.J.; Nichols, J.D. 1985. The need for accuracy in modelling: An example. Ecol. Modelling 30: 157–161.

Levin, S.A. 1984. Mathematical population biology. Pages 1–8 *in* Population biology: Proceedings of symposia in applied mathematics, vol. 30. Am. Math. Soc., Providence, RI.

Lynch, J.L.; Singleton, J.R. 1964. Winter appraisals of annual productivity in geese and other waterbirds. Wildfowl Trust Annu. Rep. 15. 114–126.

Owen, M. 1982. Population dynamics of Svalbard Barnacle Geese 1979–1980. Aquila 89: 229–247.

Reed, A.; Boyd, H.; Wendt, S. 1981. Characteristics of the harvest of Greater Snow Geese. Trans. Northeast Sec. Wildl. Soc. 38: 77–86.

Appendix

Appendix 1
Population and productivity surveys of Greater Snow Geese in Canada and the USA, 1950–84

	Population counts			Percentage of juveniles		
	St. Lawrence		United States	St. Lawrence		United States
Year	Spring	Fall	Fall/winter	Aerial photo	Visual, ground	Visual, ground
1950			41 800			
1951		30 000	43 900			
1952		41 000	55 800			
1953	30 100		51 400			
1954	50 800	35 700	46 200			
1955		48 200	45 000			
1956			34 800			33.8
1957		70 000	46 300			34.4
1958		47 500	37 500			3.1
1959			60 700			42.7
1960			67 100			34.1
1961			49 700			1.2
1962			64 900			28.4
1963			59 700			33.9 (2 728)*
1964			46 500			20.5 (8 179)
1965	25 400	48 500	43 400			2.8 (2 524)
1966	25 400	80 000	59 900			37.0 (5 516)
1967	40 900	75 000	50 500			12.4 (5 236)
1968	38 900	31 000	62 800			12.5 (3 613)
1969	68 800	79 600	29 500	30.0		24.3 (5 004)
1970	89 600	120 300	48 500	45.6		46.8 (6 930)
1971	123 300	145 400	81 100	29.7		11.3 (8 334)
1972	134 800	125 200	59 100			0.4 (3 214)
1973	143 000	172 600	95 300	46.6	40.6 (800)	41.1 (4 900)
1974	165 000	162 000	70 300		6.4 (7 282)	2.0 (6 148)
1975	153 800	202 700	117 000	32.7	31.2 (17 579)	37.3 (11 460)
1976	165 600	186 700	127 000	9.5 (120 755)	12.6 (20 847)	9.8 (34 892)
1977	160 000	186 000	74 000	21.6 (132 425)	23.9 (10 297)	23.8 (7 531)
1978	192 600	94 400	100 000	20.1 (205 419)	17.9 (9 679)	14.7 (16 159)
1979	170 100	110 600	107 000	22.5 (179 002)	28.2 (20 849)	23.2 (8 041)
1980	180 000	107 000	82 000	40.1 (164 453)	35.3 (12 120)	36.3 (12 140)
1981	170 800		100 000	16.8 (86 039)	16.3 (10 683)	17.0
1982	163 000		130 000	10.5 (65 436)	25.1 (9 577)	23.8
1983	185 000		176 000	41.6 (100 910)	47.4 (12 353)	48.9
1984	225 400		185 000	37.6 (103 000)	30.4 (39 781)	27.4

Source: *A Greater Snow Goose management plan* (1981) and unpublished CWS and USFWS data
*Values in parentheses are sample sizes

Other publications in the Occasional Papers Series

No. 1
Birds protected in Canada under the Migratory Birds Convention Act, 4th ed. Publication bilingue.
Cat. No. CW69-1/1. Publ. 1957, rev. 1980.
No. 2
Canadian bird names, French, English and scientific.
Publication bilingue.
Cat. No. CW69-1/2. Publ. 1957, rev. 1972.
No. 3
Use of aerial surveys by the Canadian Wildlife Service by D.A. Benson.
Out of print.
Cat. No. CW69-1/3. Publ. 1963, repr. 1966.
No. 4
Queen Elizabeth Islands game survey, 1961 by J.S. Tener.
Cat. No. CW69-1/4. Publ. 1963, repr. 1972.
No. 5
Age determination in the polar bears by T.H. Manning.
Cat. No. CW69-1/5. Publ. 1964, repr. 1973.
No. 6
A wildlife biologist looks at sampling, data processing and computers by D.A. Benson.
Out of print.
Cat. No. R69-1/6. Publ. 1964.
No. 7
Preliminary report on the effects of phosphamidon on bird populations in New Brunswick by C.D. Fowle. Out of print.
Cat. No. R69-1/7. Publ. 1965.
No. 8
Birds of Nova Scotia—New Brunswick border region by G.F. Boyer.
Cat. No. CW69-1/8. Publ. 1966, repr. 1981.
No. 9
Effects of dietary methylmercury on Ring-necked Pheasants, with special reference to reproduction by N. Fimreite.
Cat. No. R69-1/9. Publ. 1971.
No. 10
Trends in populations of barren-ground caribou over the last two decades: a re-evaluation of the evidence by G.R. Parker.
Cat. No. CW69-1/10. Publ. 1971, repr. 1972.
No. 11
The Canada migratory game bird hunting permit and related surveys by D.A. Benson.
Cat. No. R69-1/11. Publ. 1971.
No. 12
Observations on duck hunting in eastern Canada in 1968 and 1969 by H.J. Boyd.
Cat. No. R69-1/12. Publ. 1971.
No. 13
Evaluation of ecological effects of recent low water levels in the Peace-Athabasca Delta by H.J. Dirschl.
Cat. No. CW69-1/13. Publ. 1972.
No. 14
The Great Cormorants of eastern Canada by A.J. Erskine.
Cat. No. CW69-1/14. Publ. 1972.
No. 15
Distribution of barren-ground caribou harvest in north-central Canada by G.R. Parker.
Cat. No. CW69-1/15. Publ. 1972.
No. 16
Bird migration forecasts for military air operations by H. Blokpoel.
Cat. No. CW69-1/16. Publ. 1973.
No. 17
Waterfowl populations on the Peace-Athabasca Delta. 1969 and 1970 by D.J. Neiman and H.J. Dirschl.
Cat. No. CW69-1/17. Publ. 1973.
No. 18
Gammarus predation and the possible effects of *Gammarus* and *Chaoborus* feeding on the zooplankton composition in some small lakes and ponds in western Canada by R.S. Anderson and L.G. Raasveldt.
Cat. No. CW69-1/18. Publ. 1974.
No. 19
A summary of DDE and PCB determinations in Canadian birds, 1969 to 1972 by M. Gilbertson and L. Reynolds.
Cat. No. CW69-1/19. Publ. 1974.
No. 20
Development of a simulation model of Mallard Duck populations by C.J. Walters, R. Hilborn, E. Oguss, R.M. Peterman and J.M. Stander.
Cat. No. CW69-1/20. Pub. 1974.
No. 21
Use of museum specimens in toxic chemical research by A.M. Rick.
Cat. No. CE69-1/21. Publ. 1975.
No. 22
Impoundments for waterfowl by W.R. Whitman.
Cat. No. CW69-1/22. Publ. 1976.
No. 23
Minimizing the dangers of nesting studies to raptors and other sensitive species by R.W. Fyfe and R.R. Olendorff.
Cat. No. CW69-1/23. Publ. 1976.
No. 24
Waterfowl damage to Canadian grain: current problems and research needs by L.G. Sugden.
Cat. No. CW69-1/24. Publ. 1976.
No. 25
Census techniques for seabirds of arctic and eastern Canada by D.N. Nettleship.
Cat. No. CW69-1/25. Publ. 1976.
No. 26
Notes on the present status of the polar bear in James Bay and Belcher Islands area by Charles Jonkel, Pauline Smith, Ian Stirling and George B. Kolenosky.
Cat. No. CW69-1/26. Publ. 1976.
No. 27
Limnological and planktonic studies in the Waterton Lakes, Alberta by R. Stewart Anderson and Roderick B. Green.
Cat. No. CW69-1/27. Publ. 1976.
No. 28
Birds and mammals of the Belcher, Sleeper, Ottawa, and King George Islands, Northwest Territories by T.H. Manning.
Cat. No. CW69-1/28. Publ. 1976.
No. 29
Developments in PPS sampling—Impact on current research by A.R. Sen.
Cat. No. CW69-1/29. Publ. 1976.
No. 30
Dynamics of snowshoe hare populations in the Maritime Provinces by Thomas J. Wood and Stanley A. Munroe.
Cat. No. CW69-1/30. Publ. 1977.
No. 31
Migration and population dynamics of the Peace-Athabasca Delta goldeye population by D.B. Donald and A.H. Kooyman.
Cat. No. CW69-1/31. Publ. 1977.
No. 32
The effects of fire on the ecology of the Boreal Forest, with particular reference to the Canadian north; a review and selected bibliography by John P. Kelsall, E.S. Telfer and Thomas D. Wright.
Cat. No. CW69-1/32. Publ. 1977.
No. 33
The ecology of the polar bear *(Ursus maritimus)* along the western coast of Hudson Bay by Ian Stirling, Charles Jonkel, Pauline Smith, Richard Robertson and Dale Cross.
Cat. No. CW69-1/33. Publ. 1977.
No. 34
Canvasback habitat use and production in Saskatchewan parklands by Lawson G. Sugden.
Cat. No. CW69-1/34. Publ. 1978.
No. 35
The diets of muskoxen and Peary caribou on some islands of the Canadian High Arctic by Gerald R. Parker.
Cat. No. CW69-1/35. Publ. 1978.

No. 36
Observations of Mallards in the parkland of Alberta by Michael F. Sorensen.
Cat. No. CW69-1/36. Publ. 1978.
No. 37
The wildlife valuation problem: A critical review of economic approaches by William A. Langford and Donald J. Cocheba.
Cat. No. CW69-1/37. Publ. 1978.
No. 38
Spatial changes in waterfowl habitat, 1964-74, on two land types in the Manitoba Newdale Plain by G.D. Adams and G.G. Gentle.
Cat. No. CW69-1/38. Publ. 1978.
No. 39
Patterns of pelagic distribution of seabirds in western Lancaster Sound and Barrow Strait, Northwest Territories, in August and September 1976 by D.N. Nettleship and A.J. Gaston.
Cat. No. CW69-1/39. Publ. 1978.
No. 40
Responses of Peary caribou and muskoxen to helicopter harassment by Frank L. Miller and Anne Gunn.
Cat. No. CW69-1/40. Publ. 1979.
No. 41
Avian community structure of six forest stands in La Mauricie National Park, Quebec by J.-L. DesGranges, Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/41E. Publ. 1979.
No. 42
Population ecology studies of the polar bear in northern Labrador by Ian Stirling and H.P.L. Kiliaan. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/42E. Publ. 1980.
No. 43
Census methods for murres, *Uria* species; a unified approach by T.R. Birkhead and D.N. Nettleship. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/43E. Publ. 1980.
No. 44
Population ecology studies of the polar bear in the area of southeastern Baffin Island by Ian Stirling, Wendy Calvert, and Dennis Andriashek.
Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/44E. Publ. 1980.
No. 45
Polynyas in the Canadian Arctic by Ian Stirling and Holly Cleator, eds.
Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/45E. Publ. 1981.
No. 46
The Lesser Snow Geese of the eastern Canadian Arctic by H. Boyd, G.E.J. Smith, and F.G. Cooch. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/46E. Publ. 1982.
No. 47
The distribution and abundance of seals in the eastern Beaufort Sea, 1974-79 by Ian Stirling, Michael Kingsley, and Wendy Calvert.
Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/47E. Publ. 1982.
No. 48
Foraging behaviour of Peary caribou in response to springtime snow and ice conditions by F.L. Miller, E.J. Edmonds, and A. Gunn. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/48E. Publ. 1982.
No. 49
A review of some important techniques in sampling wildlife by A.R. Sen.
Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/49E. Publ. 1982.
No. 50
Intensive regulation of duck hunting in North America: its purpose and achievements by Hugh Boyd. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/50E. Publ. 1983.
No. 51
Human dimensions of migratory game-bird hunting in Canada by Shane A.D. Parker and Fern L. Filion. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/51E. Publ. 1984.
No. 52
Components of hunting mortality in ducks by G.S. Hochbaum and C.J. Walters. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/52E. Publ. 1984.
No. 53
The interpretation of aerial surveys for seabirds: some effects of behaviour by A.J. Gaston and G.E. J. Smith. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/53E. Publ. 1984.
No. 54
Waterfowl studies in Ontario, 1973-81 by S.G. Curtis, D.G. Dennis, and H. Boyd, eds. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/55E. Publ. 1985.
No. 55
The reported kill of ducks and geese in Canada and the USA, 1974-82 by Hugh Boyd. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/55E. Publ. 1985.
No. 56
Population dynamics of the Common Loon *(Gavia immer)* associated with mercury-contaminated waters in northwestern Ontario by J.F. Barr.
Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/56E. Publ. 1986.
No. 57
The Ring-billed Gull in Ontario: a review of a new problem species by H. Blokpoel and G.D. Tessier. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/57E. Publ. 1986.
No. 58
The birds of the Creston Valley and southeastern British Columbia by R.W. Butler, B.G. Stushnoff, and E. McMackin. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/58E. Publ. 1986.
No. 59
Estimating densities of birds at sea and the proportion in flight from counts made on transects of indefinite width by A.J. Gaston, B.T. Collins and A.W. Diamond. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/59E. Publ. 1987.
No. 60
Waterfowl breeding population surveys, Atlantic Provinces by A.J. Erskine, ed. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/60E. Publ. 1987.
No. 61
A survey of Lesser Snow Geese on Southampton and Baffin islands, NWT, 1979 by A. Reed, P. Dupuis and G.E.J. Smith. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/61E. Publ. 1987.
No. 62
Studies of the effects of acidification on aquatic wildlife in Canada: waterfowl and trophic relationships in small lakes in northern Ontario by D.K. McNicol, B.E. Bendell and R.K. Ross. Disponible également en français.
Cat. No. CW69-1/62E. Publ. 1987.
No. 63
Bison ecology in relation to agricultural development in the Slave River lowlands, NWT by H.W. Reynolds and A.W.L. Hawley, eds.
Cat. No. CW69-1/63E. Publ. 1987.

J. Gauvin
A. Reed

Un modèle pour la simulation de la population des Grandes Oies blanches

Environment CANADA Environnement
0021988F VOL ISS 64 1987
EXC # 001
SK 471 C3314
PUBLICATION HORS-SERIE (SERVICE CAN
ADIEN DE LA FAUNE).
OOFF

Environnement Canada
Service canadien de la faune

Environment Canada
Canadian Wildlife Service

J. Gauvin*
A. Reed†

Un modèle pour la simulation de la population des Grandes Oies blanches

Publication hors série
Numéro 64
Service canadien de la faune

Also available in English

*École Polytechnique, Montréal (Qc) H3C 3A7
†SCF, Sainte-Foy (Qc) G1V 4H5

Publié avec l'autorisation du
Ministre de l'Environnement
Service canadien de la faune

© Ministre des Approvisionnements et Services Canada, 1987
N° de catalogue CW69-1/64F
ISBN 0-662-94392-9
ISSN 0576-6370

Conception : Rolf Harder & Assoc.

Table des matières

4	Remerciements
5	**Résumé**
5	**Introduction**
7	**Élaboration du modèle**
7	1. Recensement de la population
7	2. Reproduction — pourcentage de juvéniles
9	3. Récoltes de chasse
9	4. Bilan annuel de la population
10	5. Estimation du taux de survie naturelle
11	6. Correction des données
11	7. Taux de chasse
14	8. Équations du modèle
16	9. Lois de probabilité pour les pourcentages de juvéniles et les taux de chasse
19	**Résultats**
19	1. Simulation et scénarios
26	**Conclusion**
26	**Bibliographie**
27	**Appendice**

Liste des tableaux

9	Tableau 1. Recensement de la population des Grandes Oies blanches dans la vallée du Saint-Laurent (Québec), au printemps
9	Tableau 2. Estimations des pourcentages de juvéniles dans les volées migratoires d'automne de Grandes Oies blanches
9	Tableau 3. Nombres estimatifs de Grandes Oies blanches abattues par des chasseurs sportifs du Canada et des États-Unis
11	Tableau 4. Taux de chasse et pourcentages ajustés de juvéniles chez la Grande Oie blanche

Liste des figures

8	Figure 1. Populations des Grandes Oies blanches au printemps, 1964–1984
8	Figure 2. Pourcentages de juvéniles dans les volées migratoires d'automne de Grandes Oies blanches au Québec
10	Figure 3. Bilan annuel de la population
12	Figure 4. Pourcentages de juvéniles dans la population des Grandes Oies blanches : mesurés et ajustés
12	Figure 5. Populations ajustées des Grandes Oies blanches au printemps et à l'automne
13	Figure 6. Taux de croissance de la population des Grandes Oies blanches d'un printemps à l'autre
13	Figure 7. Taux de chasse des Grandes Oies blanches au Canada et aux États-Unis
14	Figure 8. Loi de probabilité pour les pourcentages de juvéniles chez la Grande Oie blanche
15	Figure 9. Loi de probabilité pour les taux de chasse de la Grande Oie blanche au Canada
16	Figure 10. Loi de probabilité pour les taux de chasse de la Grande Oie blanche aux États-Unis
19	Figure 11. Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, 40 simulations avec $m = 0{,}895$
20	Figure 12. Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations, avec $m = 0{,}895$
20	Figure 13. Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations, avec un taux réduit de survie naturelle ($m = 0{,}82$)
21	Figure 14. Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations, avec un taux réduit de succès de la reproduction (% de juv. × 0,75)
22	Figure 15. Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations avec un taux accru de succès de la reproduction (% de juv. × 1,25)
22	Figure 16. Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations, avec un taux réduit de chasse (% de chasse × 0,75)

23	Figure 17. Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations, avec un taux accru de chasse (% de chasse × 1,25)
23	Figure 18. Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations avec un faible pourcentage de juvéniles (10 %) pour les 5 premières années
24	Figure 19. Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations, avec un taux fixe annuel de reproduction (% de juv. = 31,4 %)
24	Figure 20. Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, sans et avec la chasse aux É.-U.
25	Figure 21. Comparaison entre les résultats de 40 simulations et l'évolution mesurée de la population des Grandes Oies blanches

Liste des appendices

27	Appendice 1. Recensement des populations et des taux de reproduction des Grandes Oies blanches au Canada et aux É.-U., entre 1950 et 1984

Remerciements

Nous sommes très reconnaissants à Eudes Lessard et Thierry Daloze pour avoir effectué avec grande compétence tous les travaux informatiques nécessaires à cette étude. Des remerciements spéciaux sont dus au professeur Bernard Clément pour ses avis judicieux sur les méthodes statistiques et sur l'utilisation du logiciel statistique SAS. Hugh Boyd du Service canadien de la faune (SCF), Alain Tamisier et Jean-Dominique Lebreton du Centre national de la recherche scientifique (France) nous ont apporté des commentaires fort utiles lors de l'examen d'une version antérieure de ce travail.

Nous aimerions aussi remercier James Goldsberry, Morton Smith et Warren Blandin du *United States Fish and Wildlife Service* (USFWS), Fred Ferrigno (*New Jersey Division of Fish, Game and Wildlife*), J. Douglas Heyland (Service québécois de la faune), André Bourget, Marcel Laperle et Hugh Boyd (SCF), ainsi qu'un certain nombre d'autres personnes qui ont pris part aux collectes de données sur les Grandes Oies blanches. Nous sommes particulièrement reconnaissants à Pierre Dupuis (SCF) qui effectue depuis 1973, des relevés aériens au-dessus du Saint-Laurent. Finalement nous remercions Samuel Carney (USFWS), Steve Wendt et Lucie Métras (SCF) pour nous avoir fourni des données non publiées sur les récoltes de chasse.

Résumé

Les Grandes Oies blanches ont connu récemment une augmentation spectaculaire de leur population qui est passée de 50 000 à plus de 200 000 en moins de dix ans. Un modèle mathématique peut être utile pour comprendre et simuler l'évolution de cette population. Pour concevoir un tel modèle, les données de recensement de la population au printemps, des pourcentages de juvéniles à l'automne et de la récolte de chasse des vingt dernières années aux É.-U. et au Canada ont été analysées pour obtenir un taux vraisemblable de la mortalité naturelle ainsi que des lois de probabilité pour reproduire les paramètres de la reproduction de l'espèce et de la mortalité due à la chasse. Le modèle de type stochastique discret reproduit bien l'histoire récente de la population et permet de simuler des scénarios concernant l'avenir de la population. Le modèle pourrait être complété en y introduisant d'autres facteurs, comme la capacité de charge du milieu, les variations annuelles dans le taux de mortalité naturelle et une fonction liant les taux de récoltes au niveau de la population et à sa structure d'âge. Le modèle est disponible sur disquette pour usage interactif sur ordinateur personnel IBM.

Introduction

Les Grandes Oies blanches (*Anser caerulescens atlanticus*) effectuent leur migration entre le nord-est de l'Arctique canadien et les états côtiers du centre-est américain, avec une halte importante dans l'estuaire du fleuve Saint-Laurent près de la ville de Québec. L'histoire de la croissance de cette population est assez particulière (*Un plan d'aménagement de la Grande Oie blanche* 1981). Durant la période 1860–1930, la population se maintient tout juste à quelques milliers d'individus. L'interdiction durant toute l'année de la chasse aux É.-U. et la limitation de cette activité au Canada à la seule saison de l'automne ont permis à la population d'atteindre 50 000 oiseaux en 1967 et plus de 190 000 individus au printemps de 1978. La réouverture de la chasse aux É.-U. à partir de 1975 semble maintenant ralentir la croissance de la population.

Cette population se prête bien à un recensement photographique complet et donc aux modèles de simulation puisqu'elle se concentre généralement dans une aire restreinte de l'estuaire du Saint-Laurent pour plusieurs semaines chaque printemps. Une autre caractéristique de l'espèce est la facilité avec laquelle un observateur peut distinguer à l'automne les jeunes oies de l'année (juvéniles) des oies plus âgées, ce qui permet d'établir la proportion d'oies juvéniles dans la population totale à l'automne et d'obtenir ainsi un indice du succès de la reproduction. Ces deux paramètres, la taille de la population au printemps et la proportion des juvéniles à l'automne, sont mesurés systématiquement par le Service Canadien de la Faune (SCF) et le *United States Fish and Wildlife Service* (USFWS) depuis presque deux décennies. Un troisième paramètre, le nombre approximatif d'oies abattues par les chasseurs sportifs, est mesuré annuellement au Canada depuis 1967 et aux États-Unis depuis 1975. Ces trois paramètres, qui peuvent être mesurés avec facilité et à un coût relativement faible, sont les principales données qui ont été utilisées pour la conception d'un modèle mathématique de type stochastique discret pour simuler la dynamique de la population. Notre objectif n'était pas de concevoir un modèle complexe mais plutôt de vérifier s'il était possible à partir d'un simple modèle à trois paramètres de reproduire et de prévoir les changements d'une population dont l'histoire est bien connue.

Les valeurs des trois paramètres utilisés sont susceptibles d'erreurs et de distorsions puisqu'elles sont obtenues par relevés et enquêtes. Nous mentionnons au moment de la description de chacun de ces relevés et enquêtes les sources possibles d'erreurs, mais nous n'avons pas tenté d'en faire une analyse poussée, vu la complexité de cette tâche et la quasi impossibilité de la mener à bien. Finalement nous croyons que le succès ou l'échec du modèle à reproduire

des résultats plausibles peut apporter un certain éclairage sur la qualité des données.

Le modèle est conçu à partir des modifications affectant la population, du printemps 1965 au printemps 1984. La variable dépendante du modèle est la population de printemps et les variables aléatoires sont les pourcentages de juvéniles et les taux de chasses au Canada et aux É.-U. L'estimation du taux de mortalité naturelle a été intégrée au modèle. Les variables aléatoires sont générées à partir de lois de probabilité construites sur les données publiées dans *Un plan d'aménagement de la Grande Oie blanche* (1981) et Reed *et al.* (1981) ou, pour les années récentes, sur les données non publiées du SCF et du USFWS. Le modèle permet, en jouant avec le taux de mortalité naturelle et les variables aléatoires, de simuler différents scénarios touchant l'évolution de la population. Le modèle est disponible sous forme d'un logiciel sur disquette pouvant être utilisé de façon interactive sur un micro-ordinateur IBM-PC muni d'une carte graphique et d'un écran couleur.

Bien qu'un modèle mathématique ne possède pas, en général, de valeur prédictive à moyen ou à long terme (Levin 1984), il n'en demeure pas moins que cet outil peut faire mieux comprendre les données observées et permettre d'identifier les caractéristiques de l'évolution d'une population pour ainsi aider à prévoir les effets de mesures pouvant en modifier le cours. La modélisation d'une population animale est une quête itérative vers une représentation approximative, vraisemblable, intelligible d'un phénomène vivant qui est essentiellement trop complexe pour se réduire à quelques formules mathématiques.

La chasse à la Grande Oie blanche est, depuis le dix-septième siècle, une activité populaire à l'automne le long de l'estuaire du Saint-Laurent.

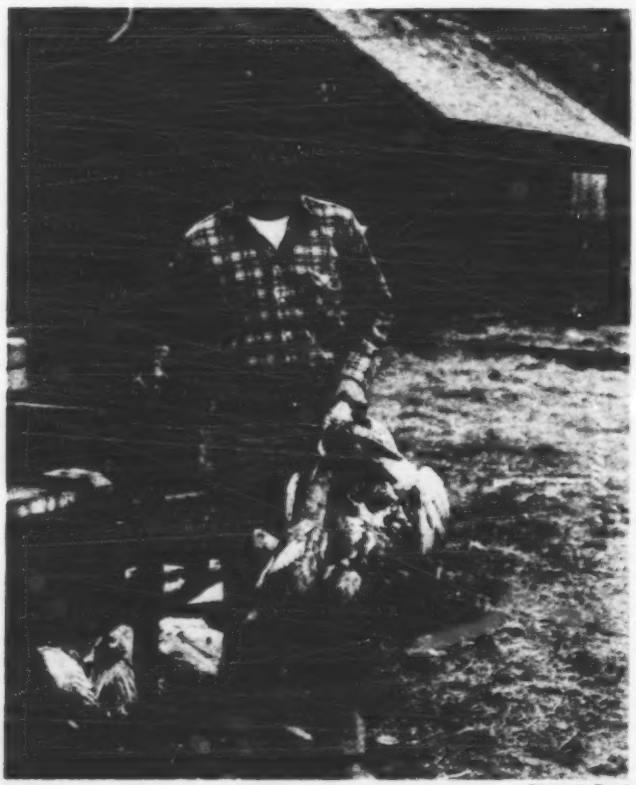


Photo: A. Reed

Élaboration du modèle

1. Recensement de la population

La population des Grandes Oies blanches est estimée par relevés aériens depuis 1950 en hiver aux États-Unis et, depuis 1965, au printemps et presque à chaque automne dans l'estuaire du Saint-Laurent (appendice 1). La photographie aérienne est utilisée depuis 1969 au Saint-Laurent (Heyland 1972; *Un plan d'aménagement de la Grande Oie blanche*) et depuis 1978 sur la côte Atlantique pour améliorer les recensements visuels des volées migratoires. Le recensement printanier du Saint-Laurent est depuis 1969 (tableau 1), le plus fiable puisqu'il est obtenu par couverture photographique quasi complète à un moment où toute la population est rassemblée sur un territoire bien défini relativement restreint. Au début de mai, un seul survol est effectué au-dessus du Saint-Laurent où les oiseaux sont venus faire halte et tout regroupement de plus de 200 à 300 oies est photographié sur film noir et blanc 70 × 70 mm. Une estimation visuelle est notée pour les groupes plus petits avec photos de quelques échantillons pour les corrections éventuelles (P. Dupuis, communic. pers.). Les oies sont comptées directement sur les agrandissements photographiques à l'aide d'un stéréomicroscope, de grilles d'acétate et de compteurs électroniques; toutes les oies sont comptées sur chaque photo et le total obtenu est ajouté à celui des estimations visuelles pour obtenir la population globale.

Jusqu'en 1980–1981, peu ou point d'oies échappait aux observateurs lors des relevés printaniers en raison du territoire restreint utilisé par la population. Depuis, les oies plus nombreuses commencent à se disperser sur un territoire plus grand et à s'aventurer davantage à l'intérieur des terres en quête de nourriture. Cette situation conduit nécessairement à une certaine imprécision du recensement puisque quelques oies peuvent passer inaperçues, mais il s'agit d'une imprécision minime. S'il est impossible de quantifier l'exactitude du recensement, on peut considérer en pratique qu'il s'agit d'un dénombrement total.

Avant 1968, il n'y a eu aucun relevé photographique aérien au Québec et aux É.-U. Jugées plus cohérentes, les données de l'hiver aux É.-U. pour 1964–1968 (appendice 1) ont été compilées avec celles des recensements de printemps au Saint-Laurent pour la période 1969–1984 et portées en graphique à la figure 1, où l'on observe une forte augmentation de la population entre 1969 et 1978.

Tableau 1
Recensement de la population des Grandes Oies blanches dans la vallée du Saint-Laurent (Québec), au printemps

Année	Nombres d'oies
1969	68 800
1970	89 600
1971	123 300
1972	134 800
1973	143 000
1974	165 000
1975	153 800
1976	165 600
1977	160 000
1978	192 600
1979	170 100
1980	180 000
1981	170 800
1982	163 000
1983	185 000
1984	225 400

2. Reproduction — Pourcentages de juvéniles

Les oisons nés à l'été dans l'Arctique sont de coloration grise lorsqu'ils accompagnent la migration à l'automne et il devient alors possible d'en mesurer la proportion dans la population et d'estimer ainsi le succès relatif de la reproduction de l'espèce (Lynch et Singleton 1964). Cependant plusieurs facteurs rendent difficile une bonne estimation de la proportion de juvéniles présents dans la population. Premièrement, les juvéniles ne sont pas distribués uniformément durant la migration d'automne. Des volées sont uniquement composées d'adultes non reproducteurs (jeunes adultes, reproducteurs n'ayant pu se reproduire); d'autres sont formées uniquement de groupements de familles avec parents et juvéniles tandis que d'autres sont un mélange des deux premiers types de volées. Il y a aussi une grande variation dans la distribution spatiale (position dans la volée, choix de l'habitat) et temporelle (temps de la migration, déplacements quotidiens) de celles-ci (H. Boyd et A. Reed, observations personnelles). Deuxièmement, les juvéniles étant plus vulnérables à la chasse, leur nombre décroît plus vite que celui des adultes durant la période du recensement automnal. Aucun mode de rectification des données en fonction des nombreuses sources possibles d'erreurs ne s'est avéré satisfaisant. Le moyen utilisé pour minimiser l'effet négatif de ces facteurs sur la mesure de la proportion de juvéniles est d'effectuer des mesures nombreuses, à différents moments dans la saison et aux différents habitats alors utilisés par les oies.

Les pourcentages de juvéniles mesurés au Québec et aux É.-U. depuis 1965 apparaissent à l'appendice 1. Deux mesures annuelles sont données pour le Québec, l'une basée sur un dénombrement à partir des photographies aériennes, l'autre sur un dénombrement visuel au sol.

Figure 1
Populations des Grandes Oies blanches au printemps, 1964–1984

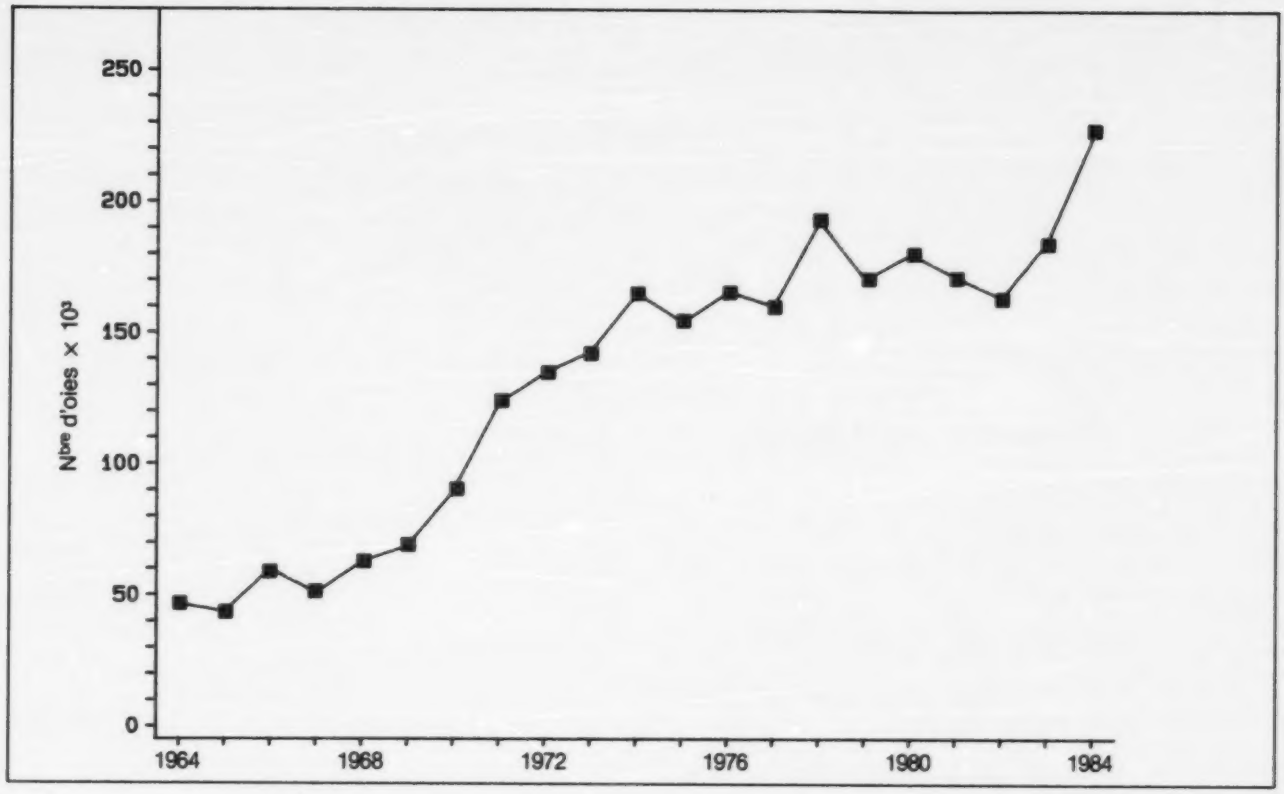
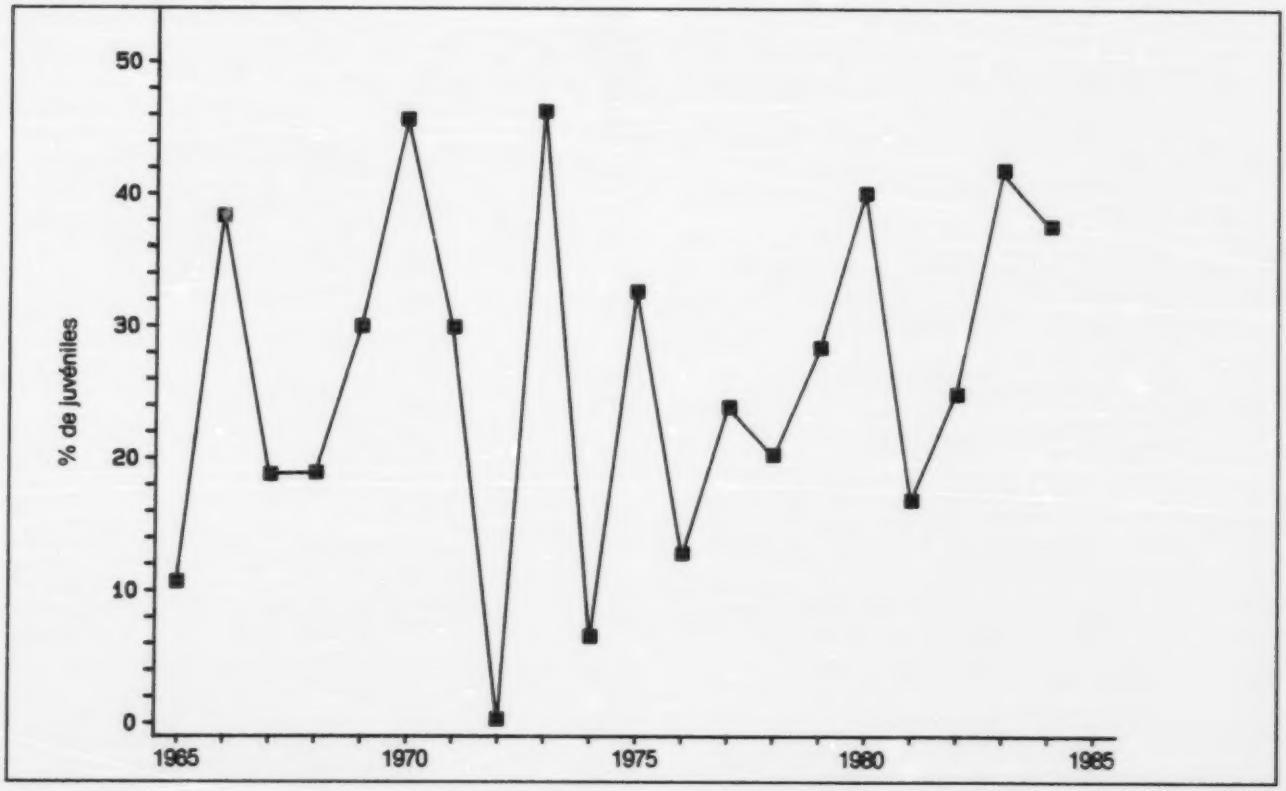


Figure 2
Pourcentages de juvéniles dans les volées migratoires d'automne de Grandes Oies blanches au Québec



Pour les besoins de la modélisation, nous n'avons retenu que les mesures les plus grandes obtenues au Québec dans chacune des deux catégories (tableau 2) puisqu'il semble que le pourcentage de juvéniles est sous-estimé. Les valeurs américaines obtenues à partir d'échantillons plus restreints ne furent utilisées que pour calculer la régression linéaire:

$$\%\text{ de juvéniles au Québec} = 0{,}795\ (\%\text{ de juvéniles aux É.-U.}) + 8{,}95$$

qui a permis le calcul approximatif des pourcentages non mesurés au Québec durant la période 1965–1968. Les valeurs ainsi complétées pour les pourcentages de juvéniles mesurés au Québec sont portées en graphique à la figure 2 où apparaît le caractère fort aléatoire (au sens mathématique) du succès de la reproduction d'une année à l'autre.

3. Récoltes de chasse

Les récoltes de chasse sont estimées annuellement au Canada et aux É.-U. au moyen de sondages nationaux conçus pour l'ensemble des oiseaux migrateurs classés dans le groupe de la sauvagine (voir Boyd et Finney 1978). Les zones de chasse aux Grandes Oies blanches étant relativement peu étendues dans l'un et l'autre pays, il suit que les estimations de récoltes sont moins précises que celles concernant des espèces chassées sur de plus grands territoires. Certains biologistes travaillant sur le terrain sont d'avis que les sondages surestiment les récoltes de chasse pour les Grandes Oies blanches (*Un plan d'aménagement de la Grande Oie blanche* 1981), mais un sondage particulier fait au Québec entre 1978 et 1980 (Hyslop et Wendt 1982) semble plutôt indiquer une sous-estimation. Lors d'un essai de modélisation antérieur (*Un plan d'aménagement de la Grande Oie blanche* 1981, Reed *et al.* 1981), il fut jugé que les sondages nationaux donnaient des estimations de récoltes acceptables. Pour les besoins de ce travail, nous avons donc retenu comme données sur les récoltes de chasse, les chiffres fournis par les sondages canadiens concernant toutes les Oies Blanches (*Anser c. caerulescens, A. c. atlanticus*) abattues dans la région sud du Québec (zone 1) et pour les É.-U., ceux fournis pour toutes les Oies Blanches abattues dans les états américains de la voie migratoire de l'Atlantique (*Un plan d'aménagement de la Grande Oie blanche* 1981 et les données récentes non publiées du SCF et du USFWS).

Le tableau 3 donne les récoltes de chasse au Canada depuis 1967 et celles des É.-U. depuis la réouverture de la chasse en 1975. La récolte totale annuelle varie beaucoup d'une année à l'autre avec une tendance à la hausse depuis 1975. Après une interdiction de la chasse de plus de 40 années et un début lent, la récolte américaine augmente graduellement depuis la réouverture au fur et à mesure que les chasseurs américains apprennent où et comment chasser les Grandes Oies blanches. La récolte de chasse américaine semble indépendante du pourcentage des juvéniles du fait sans doute que ces derniers, ayant déjà expérimenté la chasse canadienne, sont moins naïfs vis-à-vis les chasseurs lorsqu'ils arrivent aux É.-U. La relation entre les récoltes de chasse et les pourcentages de juvéniles est difficile à quantifier vu que la récolte de chasse est liée aux conditions climatiques, à la durée de la présence des volées migratoires d'oies, à leur comportement social et à d'autres facteurs (Reed *et al.* 1981). Devant les difficultés à identifier les paramètres pouvant expliquer quantitativement les récoltes de chasse, il est présumé dans cette étude que le succès de la chasse est un phénomène aléatoire.

Tableau 2
Estimations des pourcentages de juvéniles dans les volées migratoires d'automne de Grandes Oies blanches

Année	Canada	É.-U.
1965	*11,2	2,8
1966	*38,4	37,0
1967	*18,8	12,4
1968	*18,9	12,5
1969	30,0	24,3
1970	45,6	46,8
1971	29,7	11,3
1972	0,0	0,4
1973	46,6	41,1
1974	6,4	2,0
1975	32,7	37,3
1976	12,6	9,8
1977	23,9	23,8
1978	20,1	14,7
1979	28,2	23,2
1980	40,1	36,4
1981	16,8	17,0
1982	25,1	23,8
1983	41,6	48,9
1984	37,6	27,4

*Valeur obtenue par régression linéaire

Tableau 3
Nombres estimatifs de Grandes Oies blanches abattues par des chasseurs sportifs du Canada et des États-Unis

Année	Canada	É.-U.	Total
1967	16 800	—	16 800
1968	2 700	—	2 700
1969	3 300	—	3 300
1970	25 300	—	25 300
1971	13 300	—	13 300
1972	6 100	—	6 100
1973	26 200	—	26 200
1974	9 000	—	9 000
1975	31 400	8 500	39 900
1976	25 100	12 300	37 400
1977	20 100	28 200	48 300
1978	41 200	21 600	62 800
1979	23 400	25 000	48 400
1980	54 400	27 300	81 700
1981	29 500	13 500	43 000
1982	40 700	21 700	62 400
1983	45 300	40 400	85 700

4. Bilan annuel de la population

En prenant la population de printemps $P(k)$[1] comme référence et en supposant un taux annuel de survie naturelle moyen uniforme de valeur m (ne tenant pas compte de la mortalité due à la chasse), un bilan annuel de la population est décrit à la Figure 3. La population à l'automne peut s'écrire :

$$PA(k) = \sqrt{m}P(k) + J(k)$$

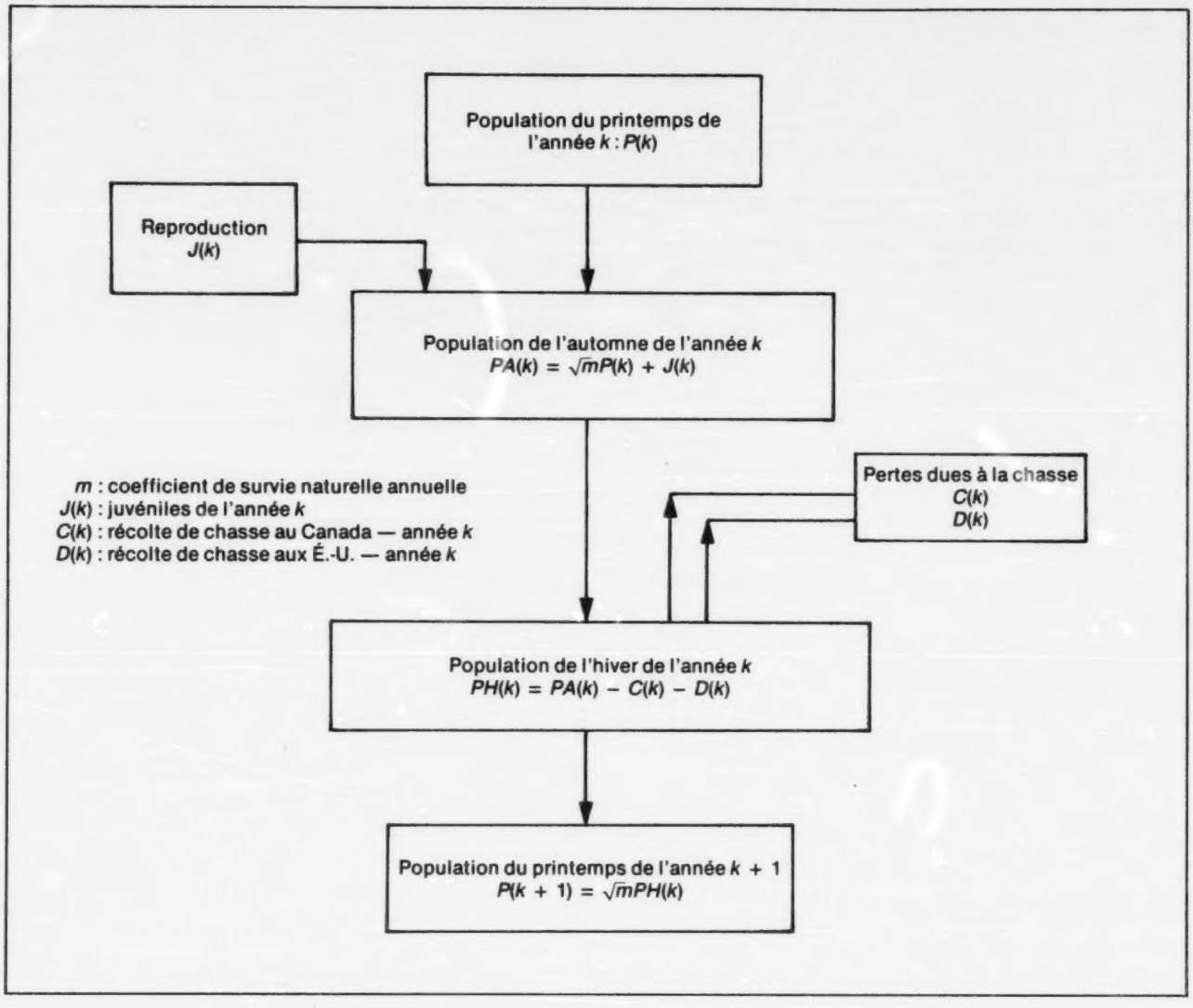
où $J(k)$, le nombre de juvéniles dans la population à l'automne, se calcule à partir du pourcentage de juvéniles $R(k)$ mesuré à l'automne et où $\sqrt{m}$ est le taux semi-annuel de survie assumé identique pour les deux demi-années :

$$R(k) = \frac{100\,J(k)}{\sqrt{m}P(k) + J(k)}$$

à partir duquel on obtient le nombre de juvéniles :

[1] k étant l'année 1980 par exemple, alors $P(k)$ sera la population au printemps 1980, $PA(k)$ la population à l'automne 1980, $PH(k)$ la population à l'hiver 1980–1981 et finalement $P(k + 1)$ la population au printemps 1981.

Figure 3
Bilan annuel de la population


Population du printemps de l'année k : P(k)
Reproduction J(k)
Population de l'automne de l'année k
PA(k) = √mP(k) + J(k)
m : coefficient de survie naturelle annuelle
J(k) : juvéniles de l'année k
C(k) : récolte de chasse au Canada — année k
D(k) : récolte de chasse aux É.-U. — année k
Pertes dues à la chasse
C(k)
D(k)
Population de l'hiver de l'année k
PH(k) = PA(k) − C(k) − D(k)
Population du printemps de l'année k + 1
P(k + 1) = √mPH(k)

$$J(k) = \frac{R(k)\sqrt{m}P(k)}{100 - R(k)}$$

puis la population à l'automne :

$$PA(k) = \frac{100\sqrt{m}P(k)}{100 - R(k)}$$

exprimée sous forme du pourcentage de juvéniles et de la population au printemps. En soustrayant les récoltes de chasse au Canada $C(k)$ et aux É.-U. $D(k)$, on obtient la population à l'hiver aux É.-U. :

$$PH(k) = \frac{100\sqrt{m}P(k)}{100 - R(k)} - C(k) - D(k)$$

puis finalement la population au printemps suivant :

$$P(k+1) = \frac{100\,mP(k)}{100 - R(k)} - \sqrt{m}\,[C(k) + D(k)] \qquad [1]$$

La formule [1] donne le bilan d'équilibre de la population d'un printemps à l'autre en tenant compte de la reproduction, de la mortalité naturelle et des récoltes de chasse.

5. Estimation du taux de survie naturelle annuelle

L'histoire naturelle de la Grande Oie Blanche donne peu de renseignements sur la longévité ou sur le taux de survie naturelle annuelle de cette population. Une estimation du coefficient de survie naturelle annuelle peut être obtenue en déterminant la valeur m qui minimise la somme des écarts-types entre les populations mesurées au printemps et celles calculées par la formule [1] :

$$\underset{m}{\text{minimiser}} \sum_{k=1967}^{1980} \left[P(k+1) - \frac{100\,m^2 P(k)}{100 - R(k)} + \sqrt{m}C(k) + \sqrt{m}D(k) \right]^2$$

où $P(k)$ sont les populations de printemps du tableau 1, $R(k)$ les pourcentages canadiens de juvéniles du tableau 2 et $C(k)$, $D(k)$ les récoltes de chasses au Canada et aux É.-U. du tableau 3. Le problème n'est formulé qu'à partir de 1967, qui est l'année où l'on commence à disposer de données sur les récoltes de chasse. Le résultat de la minimisation, faite à l'aide de la procédure PROC NLIN du logiciel SAS, donne $m = 0{,}895$, avec un intervalle de confiance de [0,812, 0,982]. Cela se traduit par un taux de mortalité naturelle annuelle de 10,5 % avec un intervalle de confiance de [2,8 %, 19,8 %]. Une étude très détaillée (Owen 1982) faite sur une population de Bernaches nonettes (*Branta leucopsis*), préalablement baguées et pour lesquelles il n'y a pas de saison de chasse, a montré que le taux de mortalité annuelle était de 11,5 % pour les adultes et de 16,8 % pour les juvéniles. Il semble donc que notre estimation est plausible. Les grands intervalles de confiance ne sont pas surprenants, vu l'imprécision de certaines données brutes ayant servi au calcul du taux de mortalité et compte tenu du fait que ce taux doit varier quelque peu d'année en année (Owen 1982). Pour la suite de l'étude, on présume que la population possède un coefficient de survie annuelle uniforme $m = 0{,}895$.

6. Correction des données

La formule du bilan de la population [1] peut servir à repérer les anomalies dans les données et à y apporter certaines corrections. Premièrement, il est nécessaire de corriger les populations mesurées au printemps des années 1965–1968, qui sont incompatibles avec les populations correspondantes mesurées à l'automne. Les populations à l'hiver aux É.-U. étant cohérentes pour les mêmes années, il suffit, pour obtenir celles des printemps suivants, de les multiplier par le coefficient de survie semi-annuelle $\sqrt{m} = 0{,}946$, ce qui donne :

année k	population au printemps $P(k)$	récoltes de chasse $C(k)$
1965	44 000	5 100
1966	41 000	20 100
1967	56 600	
1968	47 800	

où les récoltes de chasse des années 1965 et 1966 sont obtenues par soustraction des populations d'automne aux É.-U. de celles du Canada des années correspondantes.

Dans l'hypothèse où les populations de printemps sont assez exactes, il reste à vérifier la cohérence des pourcentages de juvéniles et des récoltes de chasse. La formule [1] peut être utilisée pour calculer les récoltes de chasse à partir des populations de printemps et des pourcentages de juvéniles. Cette expérience donne des récoltes de chasse fort fantaisistes par rapport à celles qui ont été estimées; en particulier, plusieurs valeurs négatives sont obtenues, ce qui laisse supposer que les pourcentages de juvéniles sont parfois sous-estimés. Par contre, en utilisant la même formule pour calculer les pourcentages de juvéniles à partir des autres paramètres, on obtient des valeurs ayant une certaine cohérence avec celles qui ont été mesurées, souvent sur de petits échantillons, à l'automne au Québec. Les pourcentages de juvéniles mesurés (tableau 2) et ajustés (tableau 4) sont portés en graphique à la figure 4 où l'on voit clairement que les deux séries chronologiques des pourcentages sont similaires et ne diffèrent, à l'exception de l'année 1968, que par des facteurs d'échelle. Les pourcentages de juvéniles ajustés $R(k)$ permettent d'estimer les populations d'automne au Canada par la formule :

Tableau 4
Taux de chasse et pourcentages ajustés de juvéniles chez la Grande Oie blanche

Année k	Taux de chasse (% de la population d'automne) Canada $S(k)$	É.-U. $T(k)$	total	Pourcentages ajustés de juvéniles $R(k)$
1965	10,5	—	10,5	14,2
1966	25,2	—	25,2	51,4
1967	24,9	—	24,9	20,5
1968	3,6	—	3,6	40,0
1969	3,4	—	3,4	33,6
1970	16,3	—	16,3	45,5
1971	8,5	—	8,5	25,2
1972	3,9	—	3,9	18,9
1973	13,1	—	13,1	32,6
1974	5,2	—	5,2	9,0
1975	14,6	4,6	19,2	32,3
1976	12,2	6,8	19,0	24,1
1977	8,0	12,2	20,2	39,9
1978	17,0	10,7	27,7	24,9
1979	9,8	11,6	21,4	32,6
1980	20,7	13,1	33,8	35,1
1981	13,7	7,3	21,0	24,9
1982	15,8	10,0	25,8	40,2
1983	13,8	15,3	29,1	46,4
1984	—	—	—	37,6

$$PA(k) = \frac{100\sqrt{m}P(k)}{100 - R(k)} \qquad [2]$$

où $P(k)$ est la population au printemps. Ces populations, avec les populations au printemps précédent, sont portées en graphique à la figure 5. Les taux de croissance nets de la population d'un printemps à l'autre, calculés par la formule :

$$100\,[P(k+1) - P(k)]/P(k)$$

sont portés en graphique à la figure 6.

7. Taux de chasse

La reproduction de l'espèce s'exprimant en pourcentages, il est nécessaire à des fins de comparaison d'exprimer aussi en pourcentage les récoltes de chasse. Le taux de la chasse au Canada se calcule par la formule :

$$S(k) = 100\frac{C(k)}{PA(k)} \qquad [3]$$

où $C(k)$ est la récolte de chasse au Canada et $PA(k)$ la population d'automne au Canada calculée par la formule [2]. Le taux de la chasse aux É.-U., qui doit tenir compte des oiseaux récoltés au Canada, est calculé par la formule :

$$T(k) = 100\frac{D(k)}{PA(k) - C(k)} \qquad [4]$$

où $D(k)$ est la récolte de chasse aux É.-U. Les taux de chasse calculés apparaissent au tableau 4 où les pourcentages de juvéniles ajustés ont été inclus. Les taux de chasse sont portés en graphique à la figure 7 où l'on observe qu'ils sont aussi passablement aléatoires. En 1968 et 1969, les pourcentages de juvéniles sont très élevés tandis que les taux de chasse sont très faibles. En plus de créer ainsi un gain immédiat de population en 1968 et 1969, ces nom-

Figure 4
Pourcentages de juvéniles dans la population des Grandes Oies blanches : mesurés et ajustés

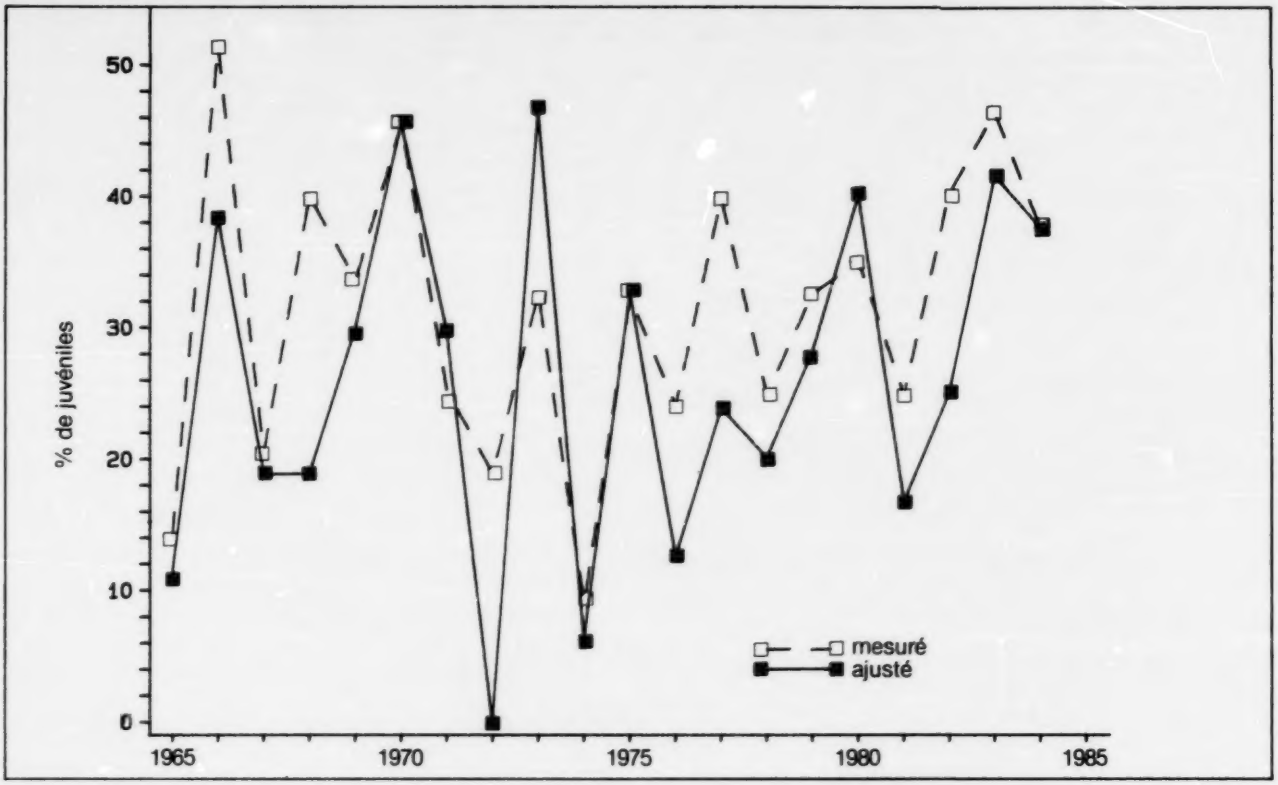


Figure 5
Populations ajustées des Grandes Oies blanches au printemps et à l'automne

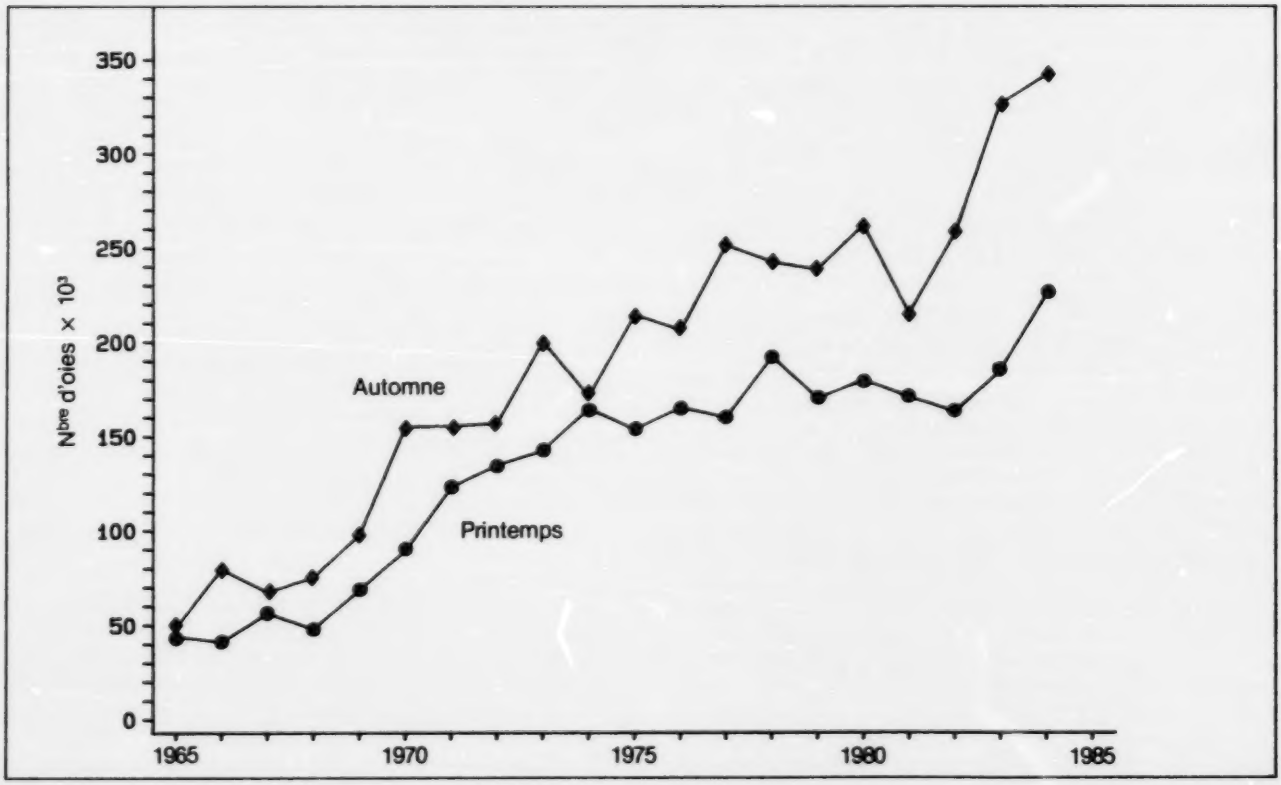


Figure 6
Taux de croissance de la population des Grandes Oies blanches d'un printemps à l'autre

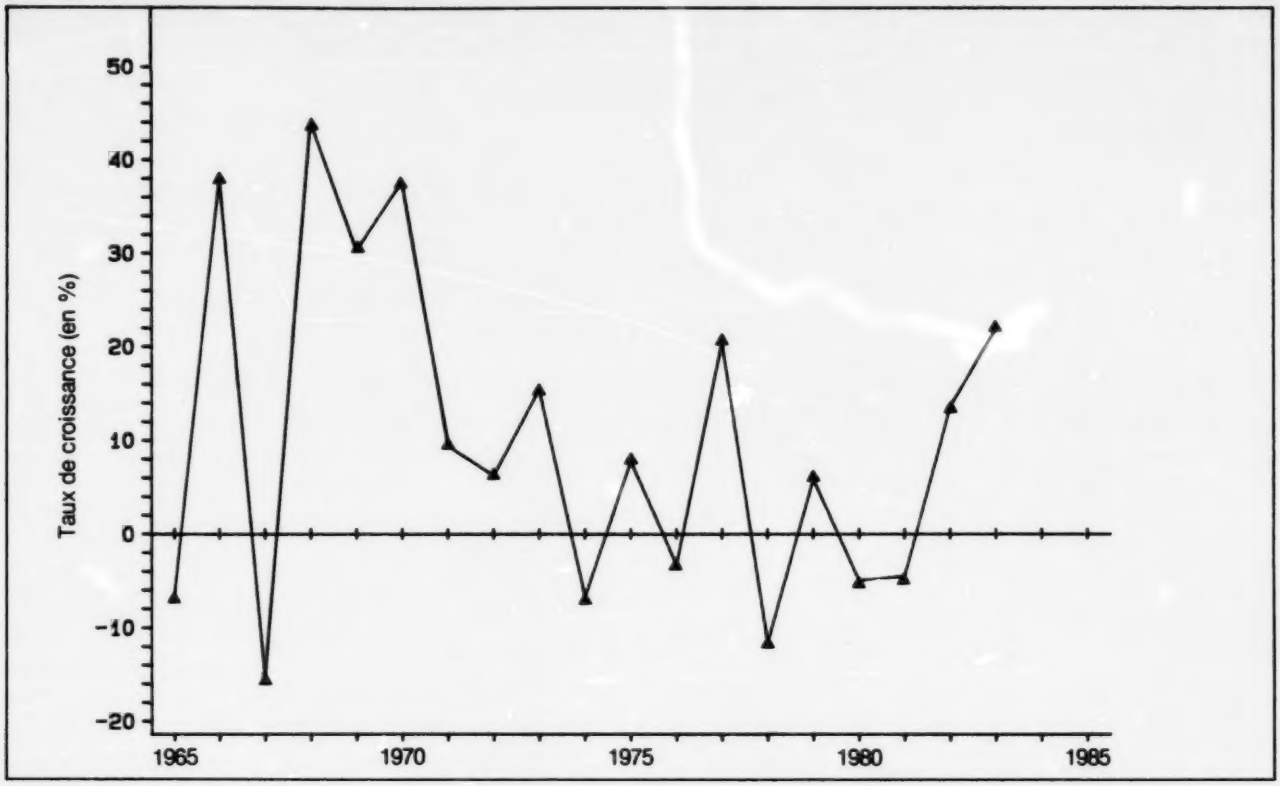
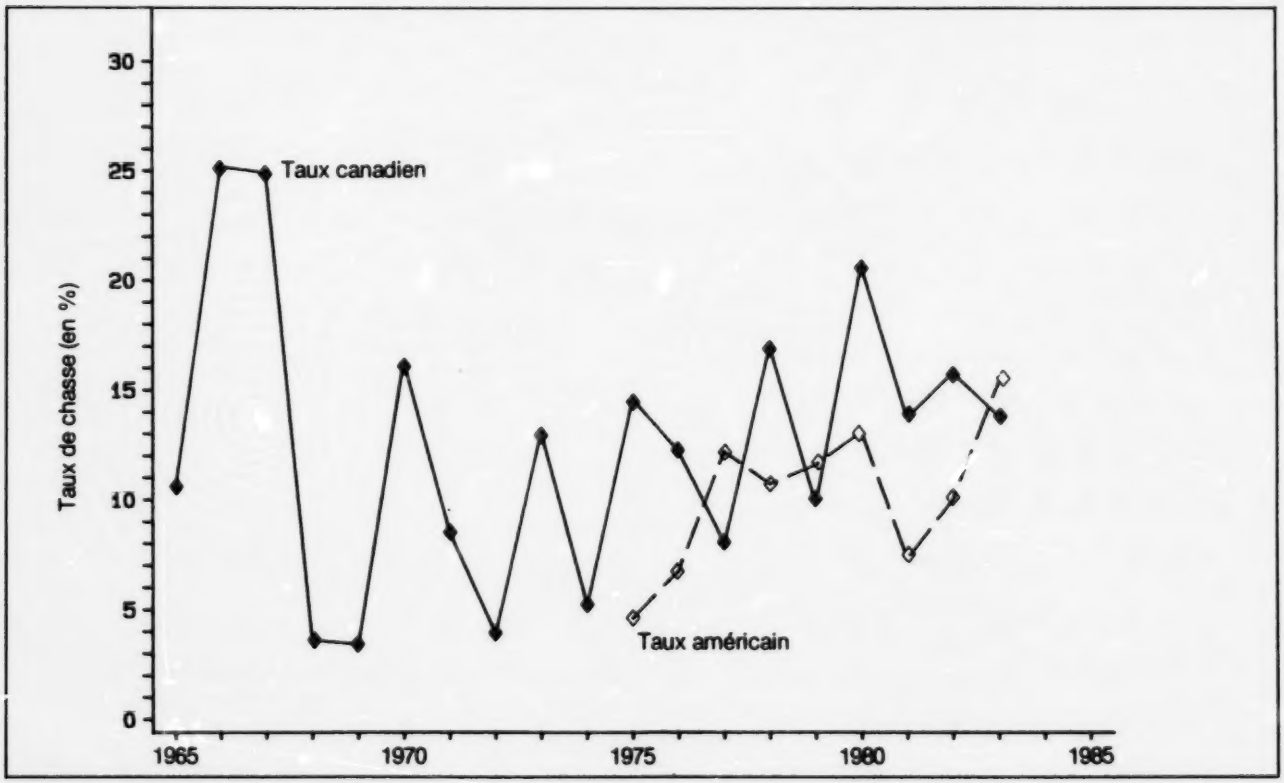


Figure 7
Taux de chasse des Grandes Oies blanches au Canada et aux États-Unis



breux juvéniles épargnés par la chasse deviennent, à partir de 1971 et 1973, une masse de jeunes reproducteurs qui assurent par la suite de bons pourcentages de juvéniles, encore accompagnés en 1971, 1972 et 1974 de très faibles taux de chasse; cela explique l'augmentation spectaculaire de la population durant la période 1968–1975. Cela montre qu'une suite de hasards heureux peut conduire à une rapide augmentation de la population, mais cela laisse aussi supposer qu'une suite de hasards malheureux pourrait au contraire conduire à une diminution draconienne de la population.

8. Équations du modèle

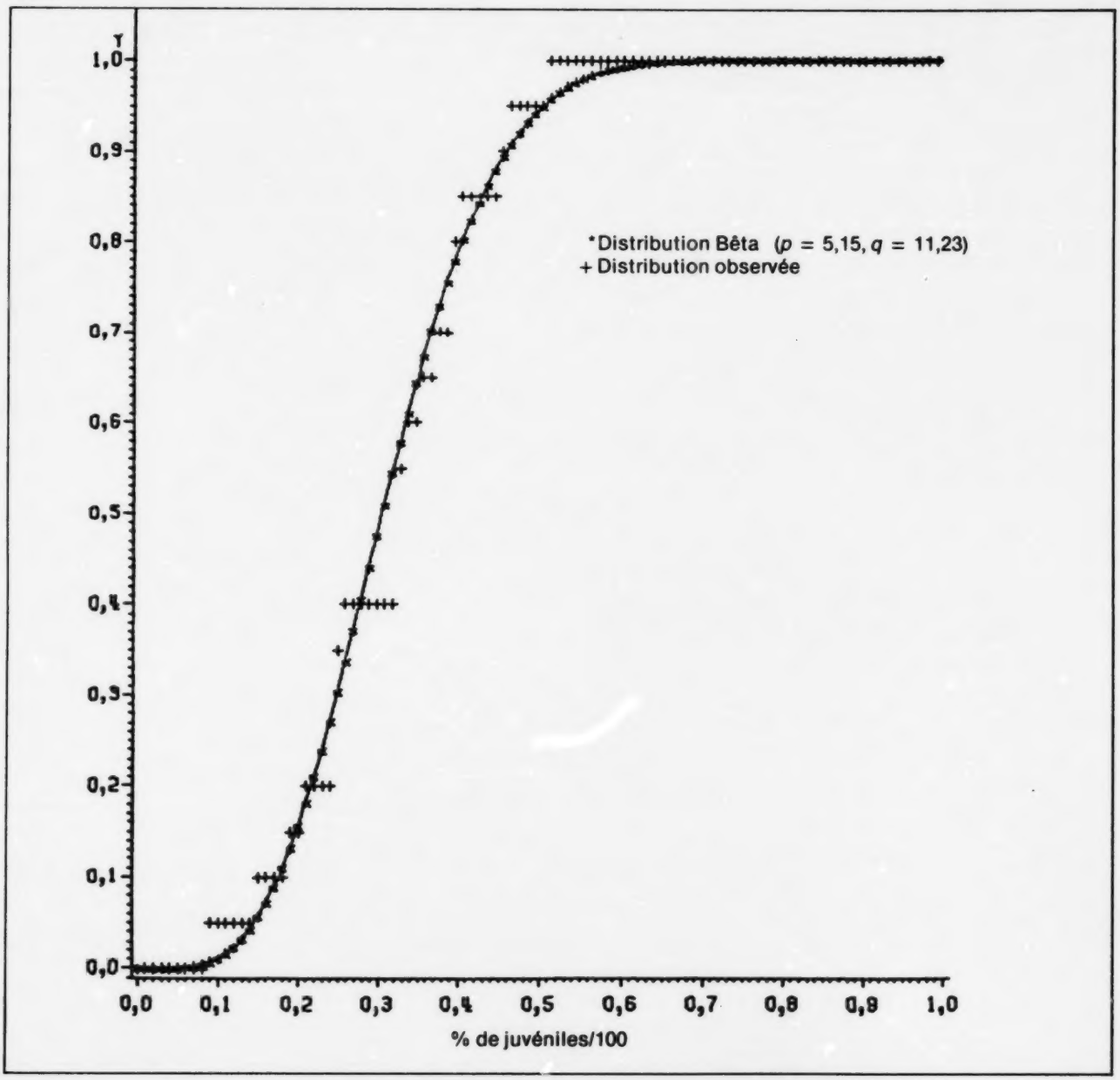
Les formules [2] et [3] permettent d'obtenir l'expression de la récolte de chasse au Canada en fonction du taux de chasse au pays :

$$C(k) = \frac{S(k)\sqrt{m}\,P(k)}{100 - R(k)} \qquad [5]$$

Cette formule, avec [2] et [4] permet d'obtenir aussi la récolte de chasse aux É.-U. en fonction des taux de chasse dans l'un et l'autre pays :

$$D(k) = \frac{\sqrt{m}\,P(k)}{100 - R(k)}\left[T(k) - \frac{S(k)\,T(k)}{100}\right] \qquad [6]$$

Figure 8
Loi de probabilité pour les pourcentages de juvéniles chez la Grande Oie blanche

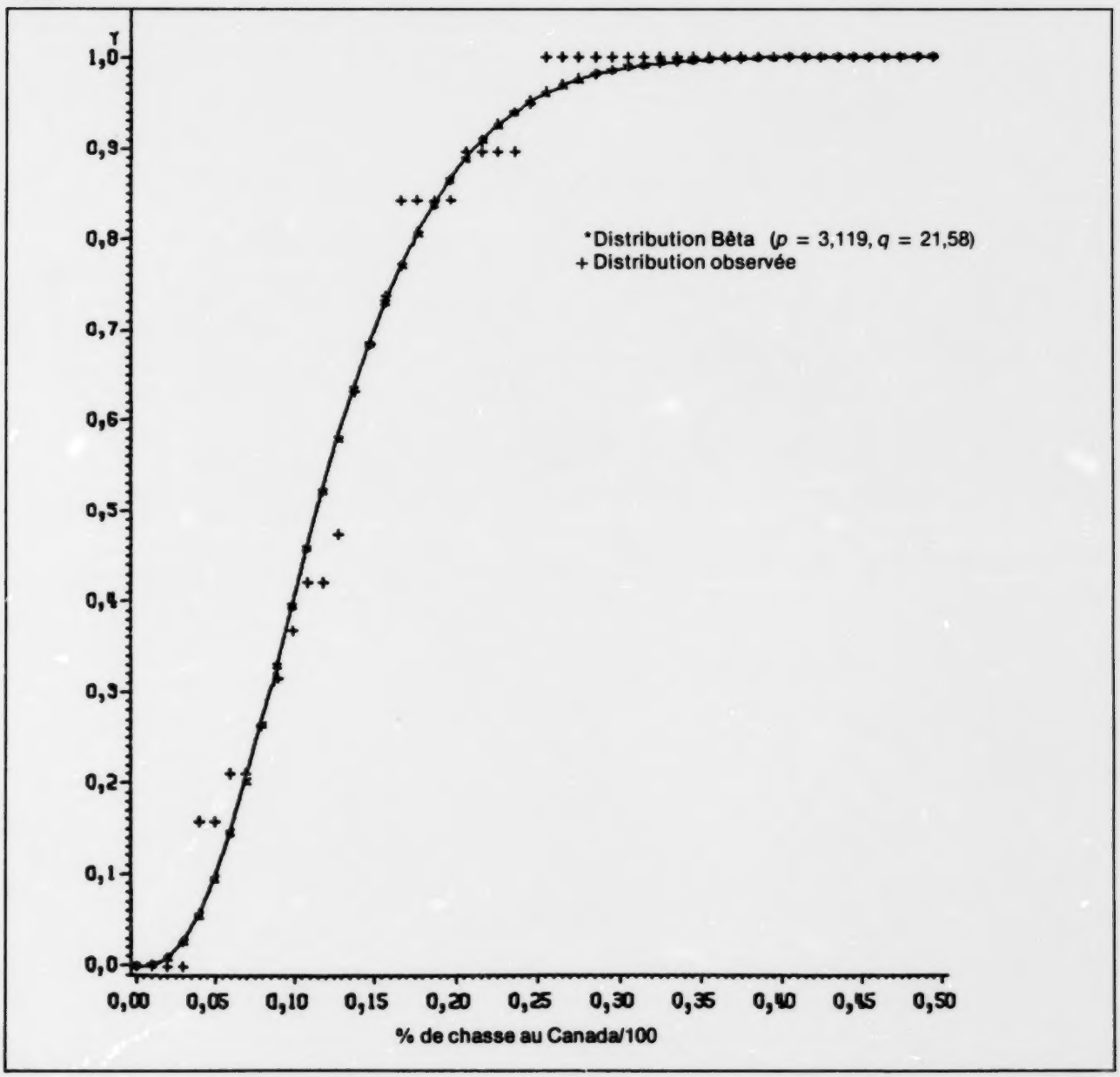


Ces deux formules pour $C(k)$ et $D(k)$ portées dans l'équation d'équilibre [1] donne, après simplification, la relation :

$$P(k+1) = \frac{m\,P(k)}{100 - R(k)} \left[100 - S(k) - T(k) + \frac{S(k)\,T(k)}{100}\right] \qquad [7]$$

qui exprime la population au printemps de l'année $k + 1$ en fonction du coefficient de survie naturelle m, du pourcentage de juvéniles $R(k)$ et des taux $S(k)$, $T(k)$ de chasse au Canada et aux É.-U. de l'automne de l'année k. Cette relation récurrente peut servir de modèle pour l'évolution de la population. Ce modèle, de type à temps discret, est trop simple pour avoir de belles propriétés théoriques. Pour en être autrement, il faudrait lui ajouter une fonction qui, en tenant compte de la capacité de charge du milieu, relierait les taux de chasse avec les pourcentages de juvéniles et les niveaux de la population et qui, en plus, tiendrait compte de l'effort de chasse. Néanmoins, Clark (1976, chap. 7), montre que pour ce type de modèle à temps discret, toute population $P(k)$ est en état d'équilibre mais que par contre cet équilibre n'est ni stable ni instable; cela est une caractéristique peu souhaitable pour un modèle prédictif.

Figure 9
Loi de probabilité pour les taux de chasse de la Grande Oie blanche au Canada



9. Lois de probabilité pour les pourcentages de juvéniles et les taux de chasse

Les pourcentages de juvéniles ajustés du tableau 4, illustrés à la figure 4, sont très aléatoires d'un automne à l'autre. Pour les besoins de la simulation, une loi de probabilité est estimée pour reproduire ce phénomène. L'examen des pourcentages de juvéniles laisse supposer qu'une fonction de distribution Bêta pourrait convenir. Si l'on définit x comme la proportion (%/100) de juvéniles, $0 \leqslant x \leqslant 1$, une distribution Bêta s'écrit :

$$f(x; p, q) = \frac{1}{B(p, q)} x^{p-1} (1 - x)^{q-1}$$

où p et q sont des paramètres pouvant être déterminés par la méthode des moments :

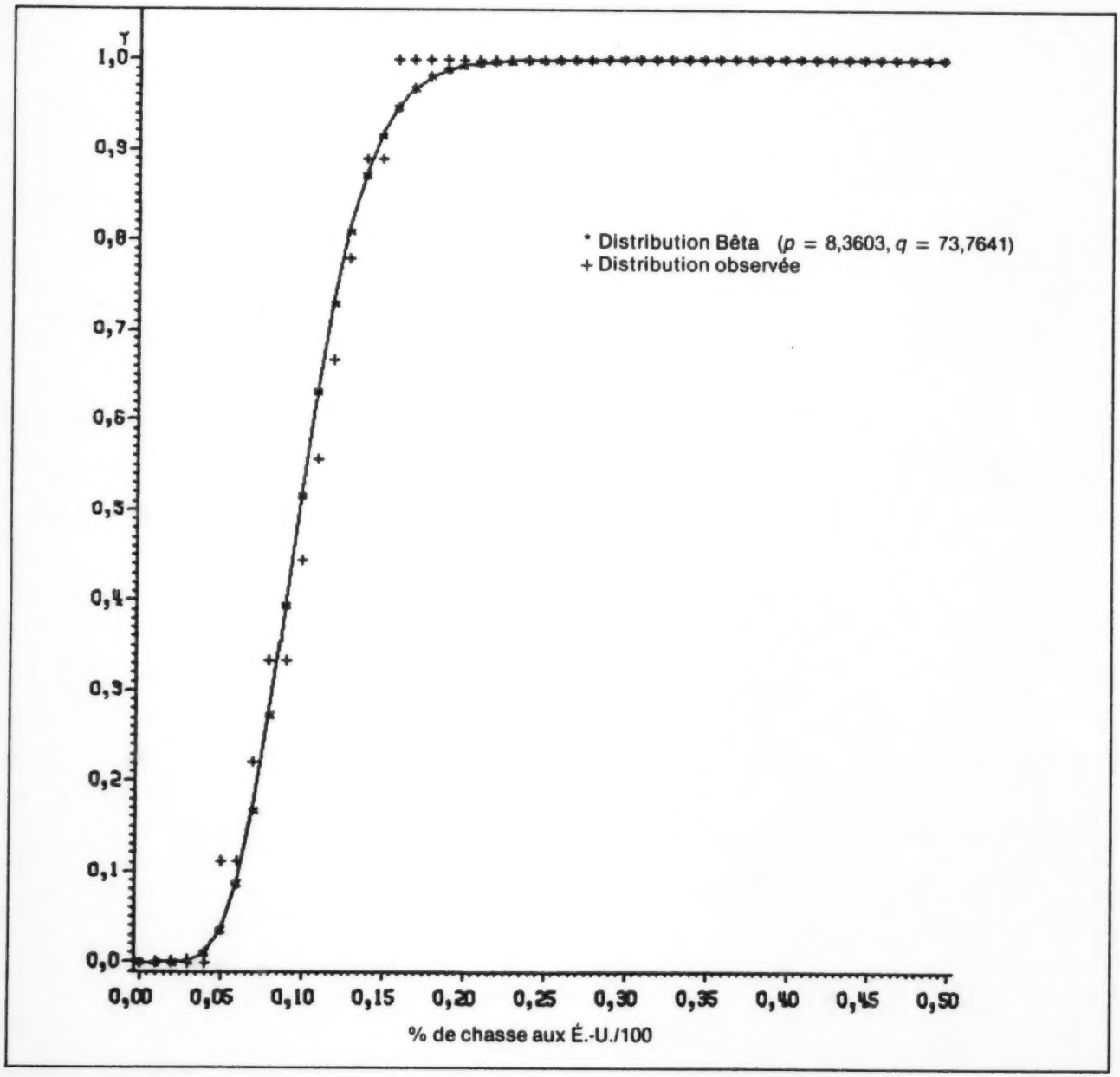
$$p/(p + q) = \bar{x} = 0{,}314$$
$$pq/(p + q)^2 (p + q + 1) = s^2 = 0{,}0124$$

où $\bar{x}$ est la moyenne des valeurs observées et s^2, la variance. La résolution de ces deux équations donne :

$$p = 5{,}15, \quad q = 11{,}23$$

Pour vérifier si cette loi de probabilité est acceptable, on effectue un test de signification dit de Kolmogorov qui consiste à comparer la fonction de distribution expérimentale :

Figure 10
Loi de probabilité pour les taux de chasse de la Grande Oie blanche aux États-Unis



$$F_n(x) = \frac{i}{n} \text{ si } x(i) \leqslant x \leqslant x(i+1)$$

$i = 1, \ldots, 19$, $x(0) = 0$, $x(20) = 1$, où les $x(i)$ sont les observations, et la fonction de distribution Bêta :

$$F(x; p, q) = \int_0^x \frac{1}{B(p, q)} y^{p-1}(1 - y)^{q-1}\, dy$$

en mesurant l'écart maximum :

$$D = \max_x |F_n(x) - F(x; p, q)|, \; x = 0{,}00, 0{,}01, \ldots, 0{,}79$$

L'écart maximum obtenu est $D = 0{,}145$; le critère de rejet à 5 % est $D \geqslant 0{,}301$. La figure 8 illustre la fonction de distribution Bêta $F(x; p, q)$ et la fonction de distribution expérimentale $F_n(x)$.

Les taux de la chasse au Canada apparaissent aussi très aléatoires à la figure 7. La moyenne et la variance de $S(k)/100$ étant :

$$\bar{x} = 0{,}123, \; s^2 = 0{,}0048$$

une fonction de distribution Bêta est estimée avec les paramètres :

$$p = 3{,}12, \; q = 21{,}5$$

Le test de Kolmogorov donne un écart maximal $D = 0{,}107$ entre la fonction de distribution Bêta et la fonction de distribution expérimentale de la figure 9, ce qui rend la loi de probabilité acceptable.

Bien que l'on ait peu de données sur le taux de la chasse aux É.-U. $T(k)$, on peut quand même y coller une distribution Bêta. La moyenne et la variance de $T(k)/100$ étant :

$$\bar{x} = 0{,}102, \; s^2 = 0{,}0011$$

cela donne les paramètres :

$$p = 8{,}369, \; q = 73{,}76.$$

L'écart maximal entre la fonction de distribution Bêta et la fonction de distribution expérimentale de la figure 10 est $D = 0{,}076$, ce qui rend aussi la loi de probabilité acceptable.

La population de Grandes Oies blanches fait l'objet chaque printemps, à l'occasion de sa halte dans l'estuaire du Saint-Laurent, d'un recensement effectué au moyen de photographies aériennes. On aperçoit ci-dessous une volée de quelque 5 000 oiseaux de ce type, photographiés le 3 mai 1985, près de l'Isle verte, au Québec.

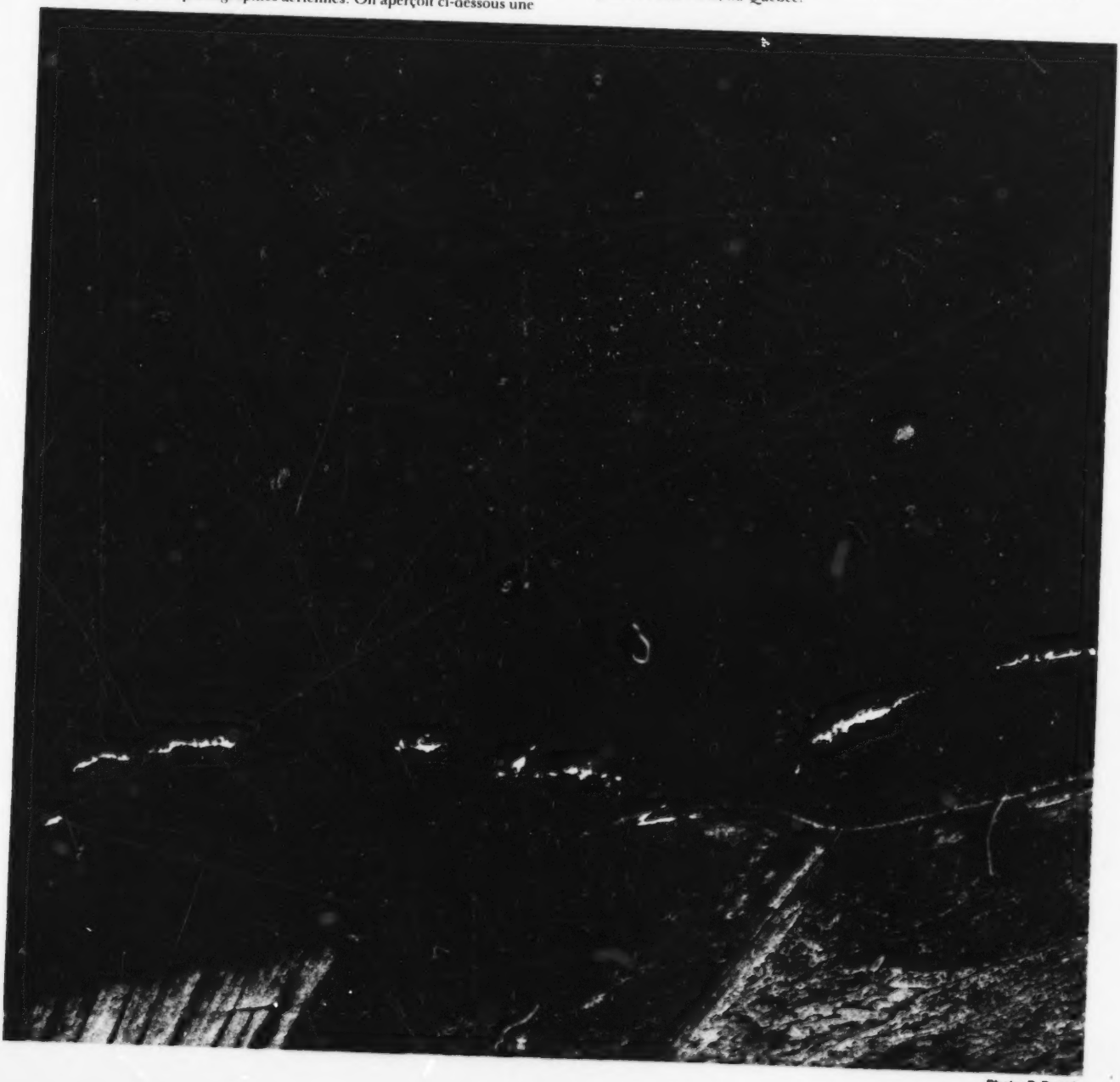


Photo: P. Dupuis

Résultats

1. Simulation et scénarios

La formule [7] donne un modèle stochastique pour simuler l'évolution de la population lorsque les pourcentages de juvéniles $R(k)$ et les taux de chasse $S(k)$, $T(k)$ sont considérés comme variables aléatoires distribuées selon les lois de probabilité estimées à partir des données. Pour générer ces variables, des nombres aléatoires sont produits simultanément et différemment sur l'intervalle $]0, 1[$, à partir desquels les variables $R(k)$, $S(k)$ et $T(k)$ sont calculées au moyen des fonctions inverses de chacune des lois de probabilité correspondantes. Ce modèle est disponible sous forme d'un logiciel pour micro-ordinateur IBM-PC muni d'une carte graphique et d'un écran couleur. Les figures 11–21 illustrent quelques expériences menées avec le logiciel pour montrer l'influence relative du paramètre de survie et des variables aléatoires sur l'évolution de la population.

La figure 11 illustre les trajectoires de quarante simulations pour une période de vingt ans débutant en 1984 avec le coefficient de survie naturelle estimée $m = 0{,}895$ (10,5 % de mortalité naturelle). On note que l'évolution de la population est imprévisible et chaotique. Les valeurs moyennes et le corridor des écarts-types illustrés à la figure 12 démontrent une tendance à l'augmentation de la population, ce qui est conforme puisque les fonctions de probabilité ont été estimées d'après les données d'une période où la population a connu une forte croissance.

La figure 13 montre que le fait de remplacer le coefficient de survie naturelle par la valeur plus faible $m = 0{,}82$ (18 % de mortalité naturelle) engendre une

Figure 11
Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, 40 simulations avec $m = 0{,}895$

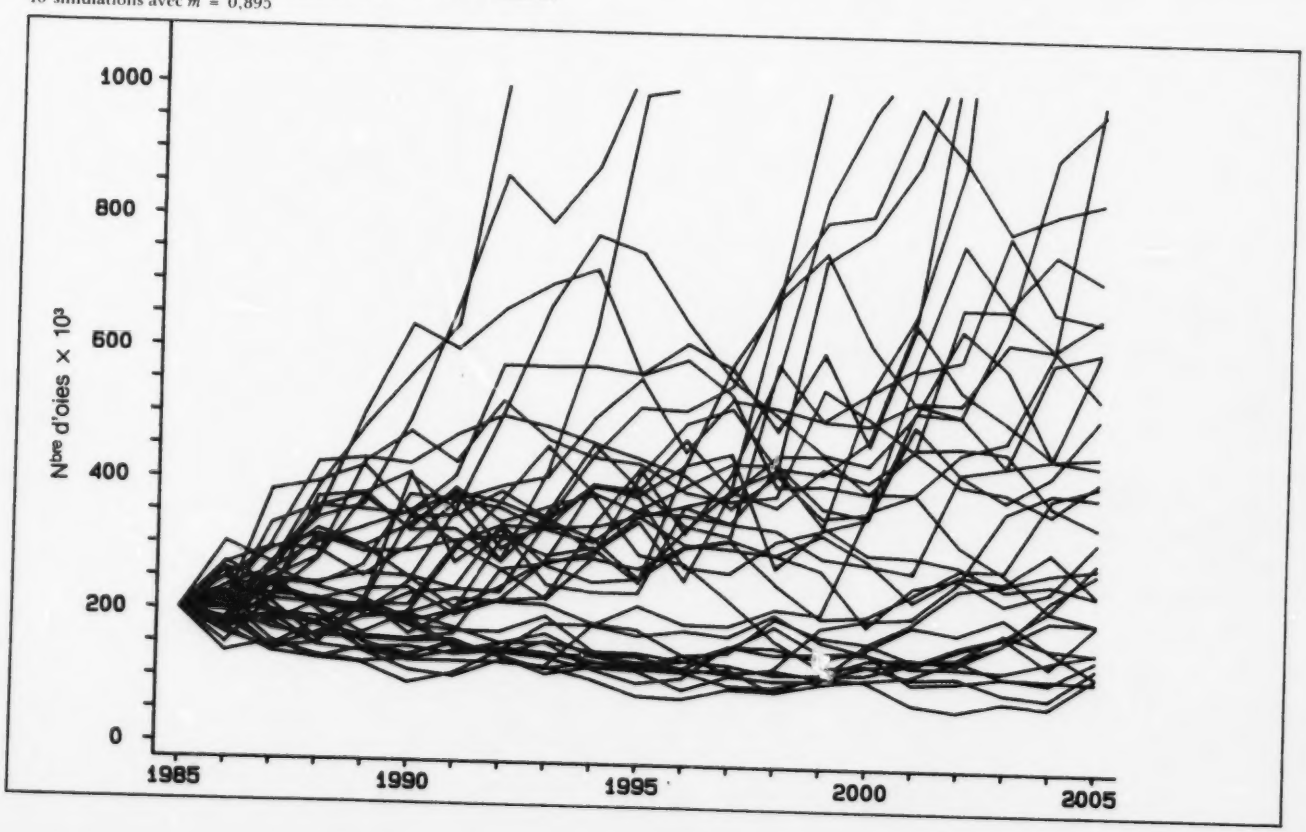


Figure 12
Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations, avec $m = 0{,}895$

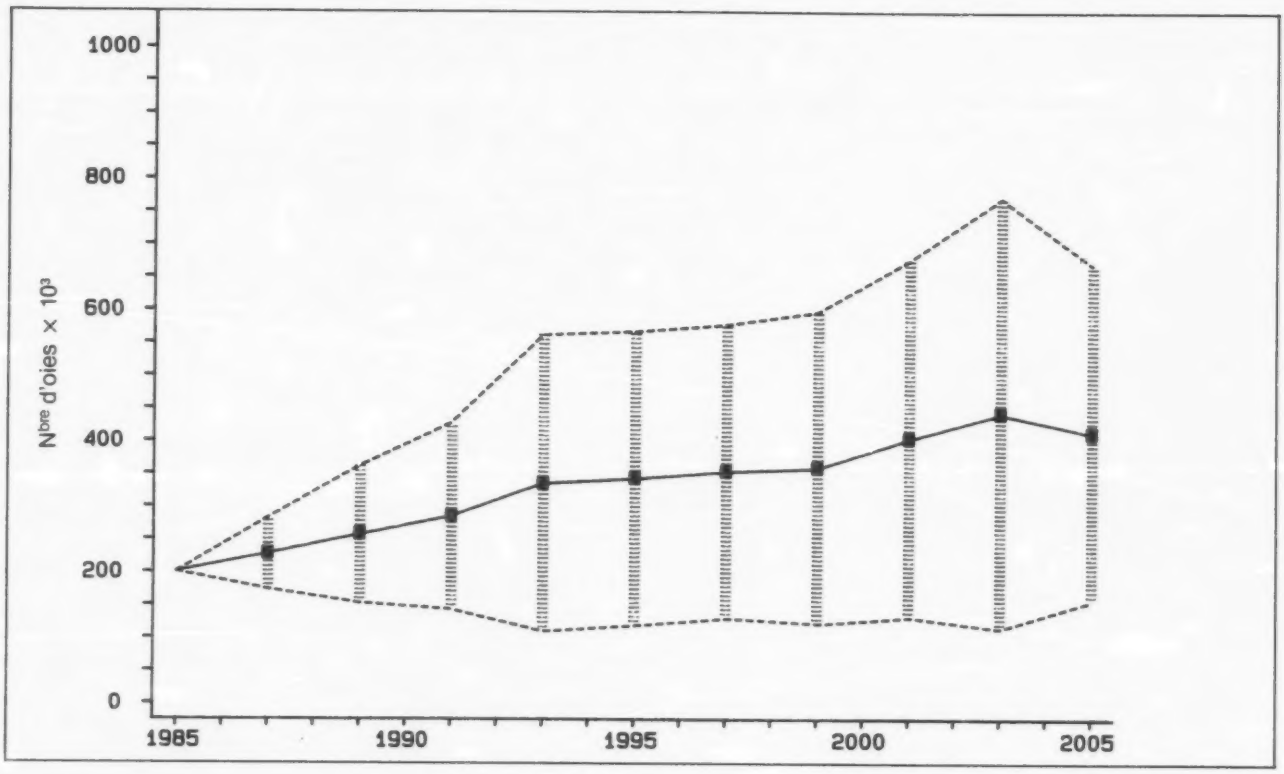
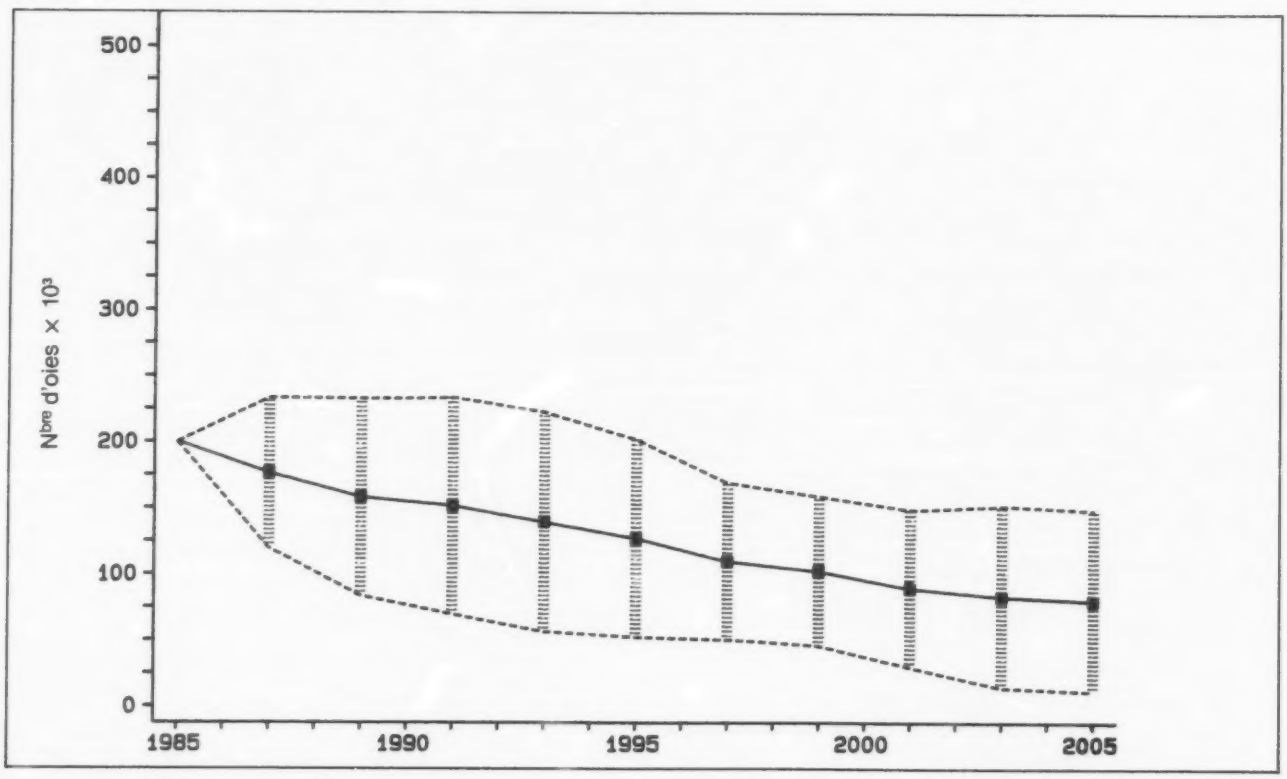


Figure 13
Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations, avec un taux réduit de survie naturelle ($m = 0{,}82$)



tendance à la décroissance de la population, ce qui renforce la vraisemblance du coefficient (0,895), estimé en fonction des données.

La figure 14 illustre le fait que réduire systématiquement d'un quart les pourcentages générés de juvéniles conduit à une décroissance rapide de la population. Par contre, à la figure 15, on constate qu'une augmentation d'un quart des mêmes pourcentages conduit à une explosion invraisemblable de la population. Cela montre la très grande sensibilité de la population (ou du modèle) aux variations des pourcentages de juvéniles.

La figure 16 montre que diminuer d'un quart les taux de chasse générés conduit à une forte augmentation de la population. La figure 17 montre qu'augmenter les taux de chasse d'un quart entraîne une tendance lente à la baisse de la population.

La figure 18 montre que cinq mauvaises reproductions successives avec des pourcentages de juvéniles à 10 % font retourner rapidement la population à son niveau de 1965; le succès de la reproduction étant revenu à la normale, la population connaît ensuite une augmentation lente. La figure 19 montre qu'avec un pourcentage de juvéniles de 31,4 % gardé constant, la population demeure stable à son niveau de 1985. La figure 20 laisse supposer que sans la chasse américaine, elle aurait même connu une plus forte hausse depuis 1975.

La figure 21 fournit la moyenne et le corridor des écarts-types de 40 simulations effectuées pour les années 1964–1984, ainsi que la courbe des populations observées. Les valeurs observées à un point ou un autre de cette courbe se situent, sauf pour une année, à l'intérieur du corridor simulé, ce qui donne de la vraisemblance au modèle. De 1969 à 1974, la population réelle a connu une croissance plus forte que la croissance moyenne prévue par le modèle; ensuite la trajectoire moyenne demeure en parallèle avec celle de la population réelle. Le phénomène de distanciation des deux courbes décrit ci-dessus est le résultat de la combinaison favorable et exceptionnelle de grands pourcentages de juvéniles et de faibles taux de chasse entre 1968 et 1964.

Figure 14
Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations, avec un taux réduit de succès de la reproduction (% de juv. × 0,75)

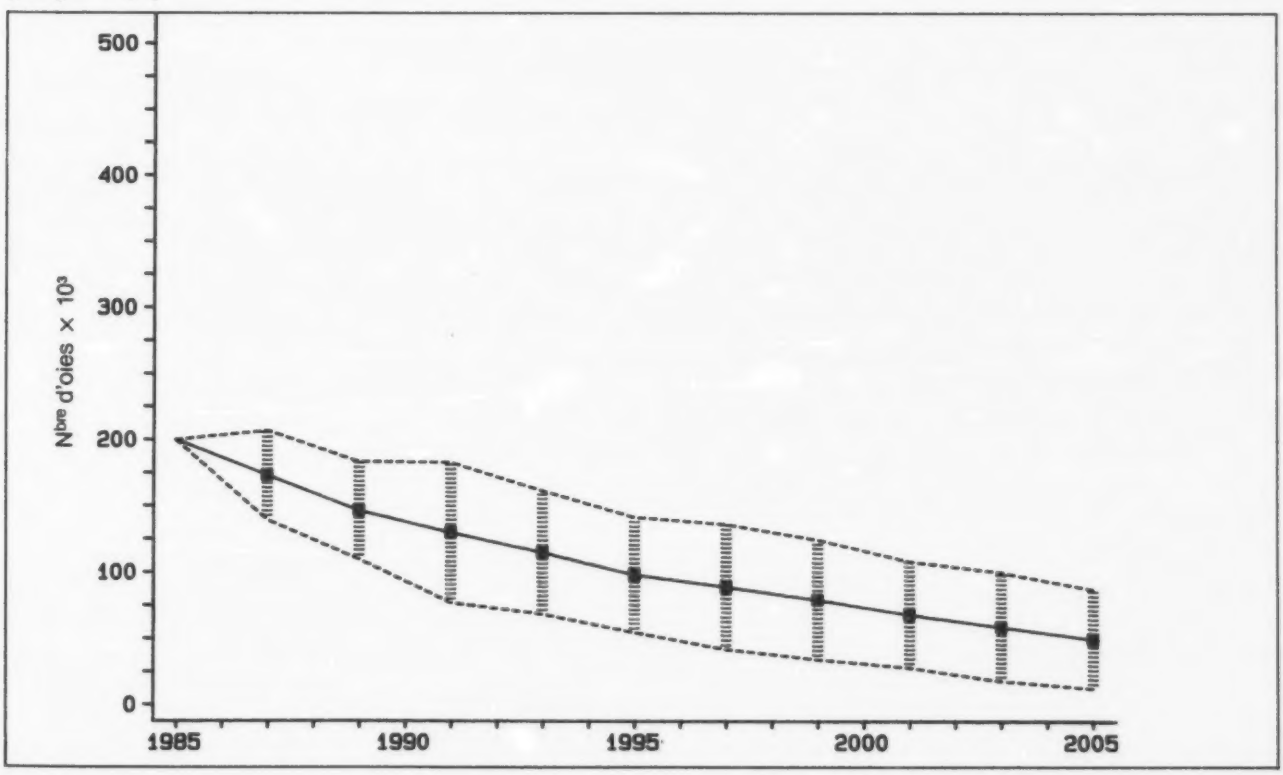


Figure 15
Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations avec un taux accru de succès de la reproduction (% de juv. × 1,25)

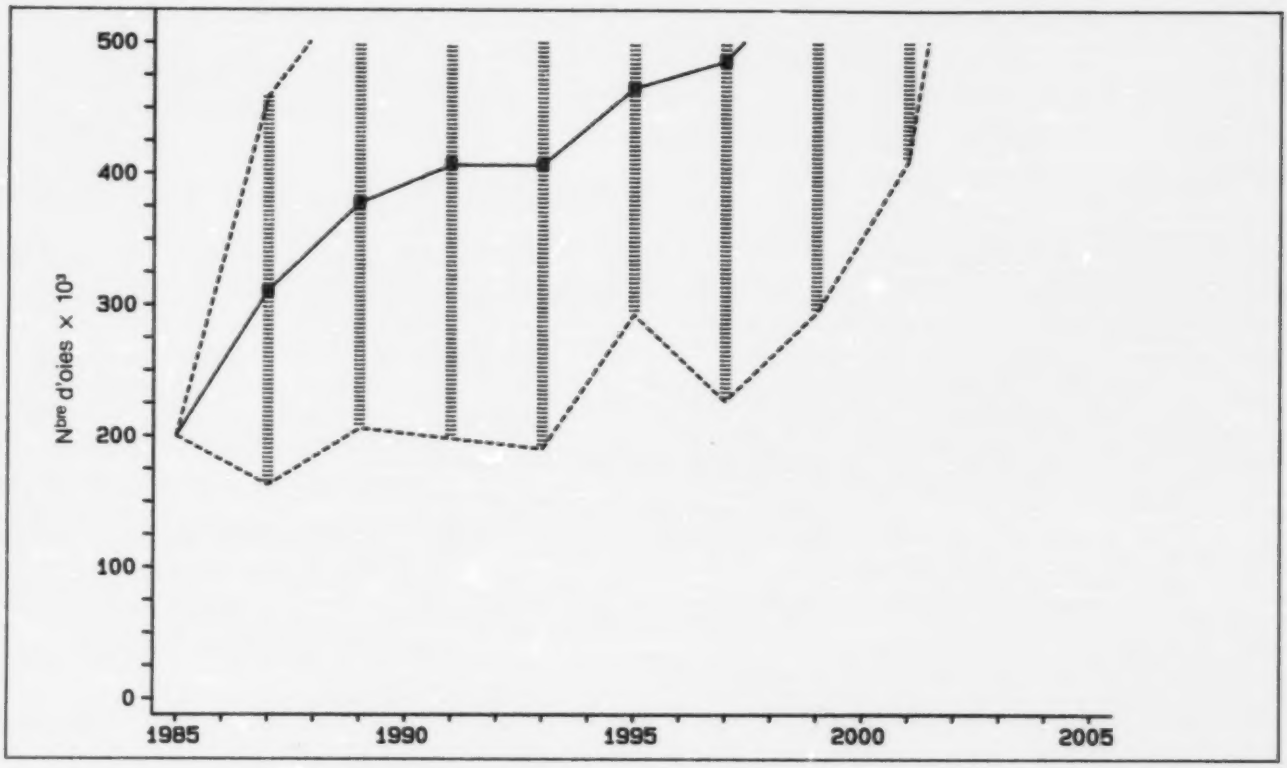


Figure 16
Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations, avec un taux réduit de chasse (% de chasse × 0,75)

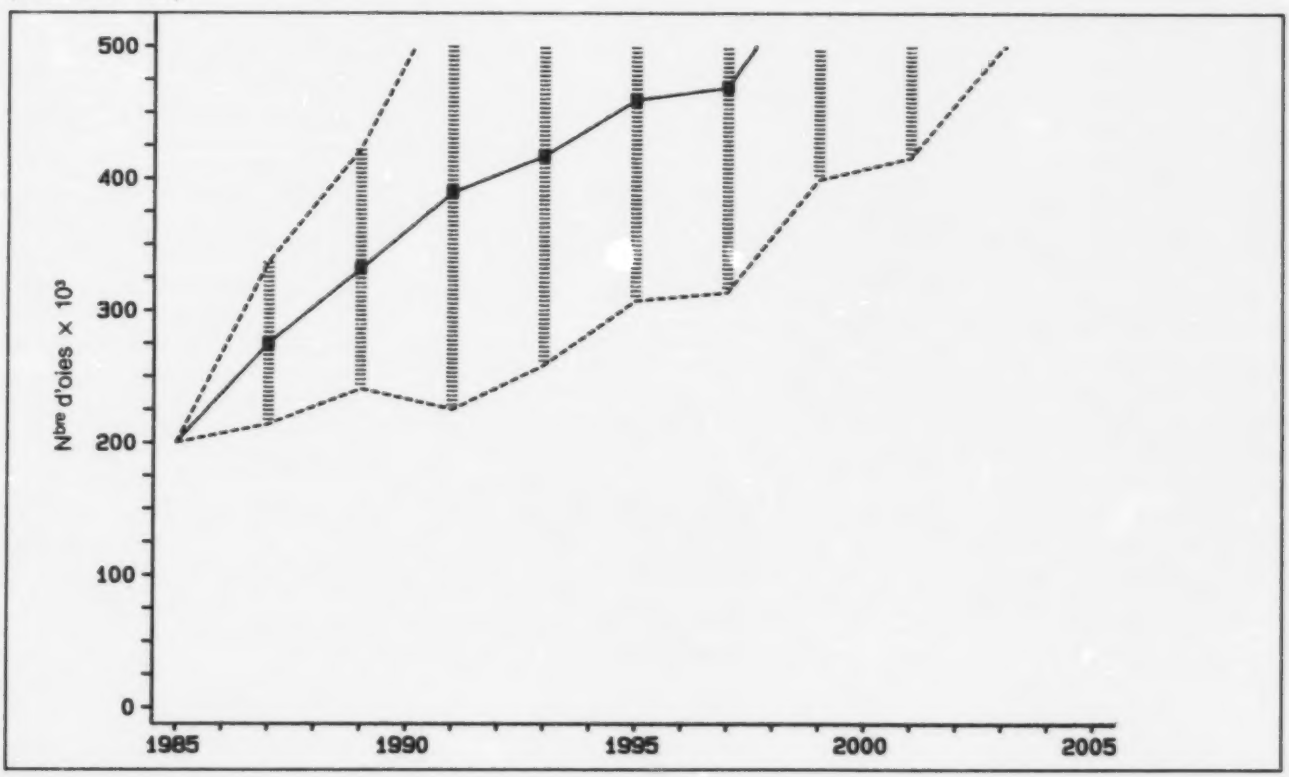


Figure 17
Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations, avec un taux accru de chasse (% de chasse × 1,25)

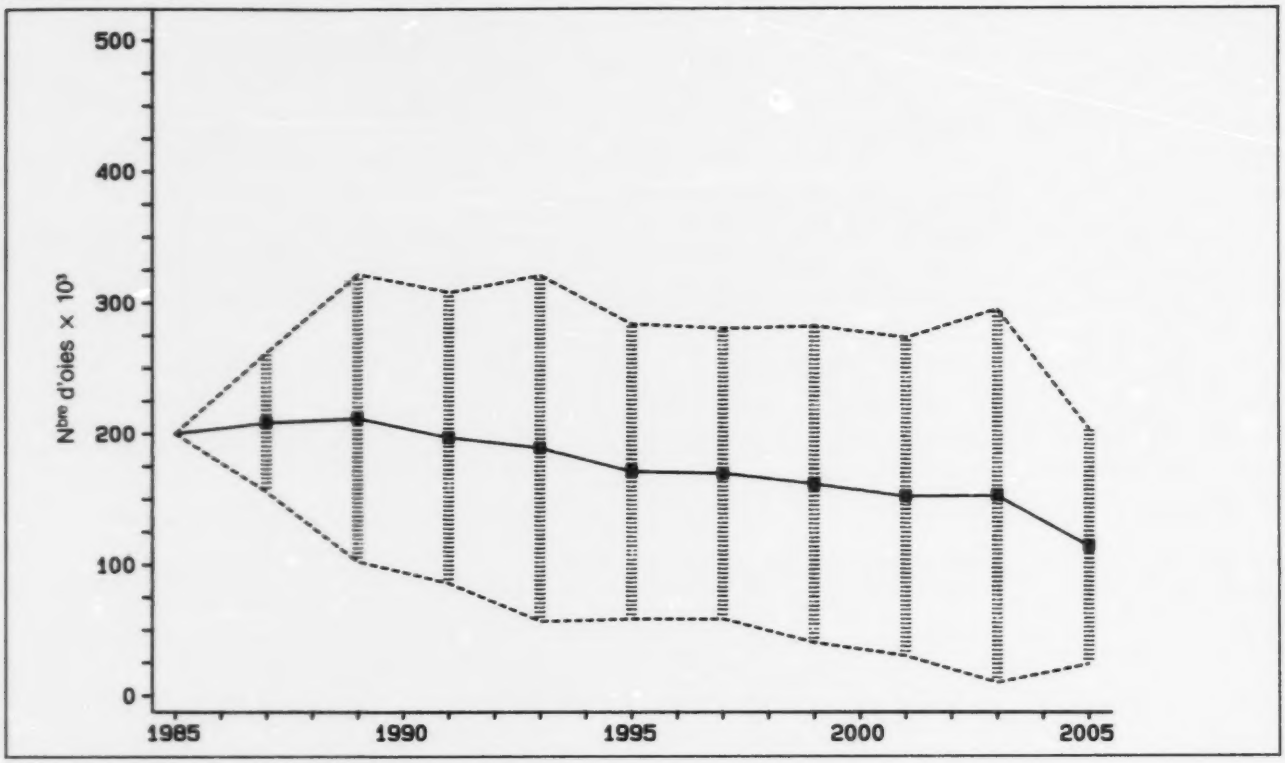


Figure 18
Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations avec un faible pourcentage de juvéniles (10 %) pour les 5 premières années

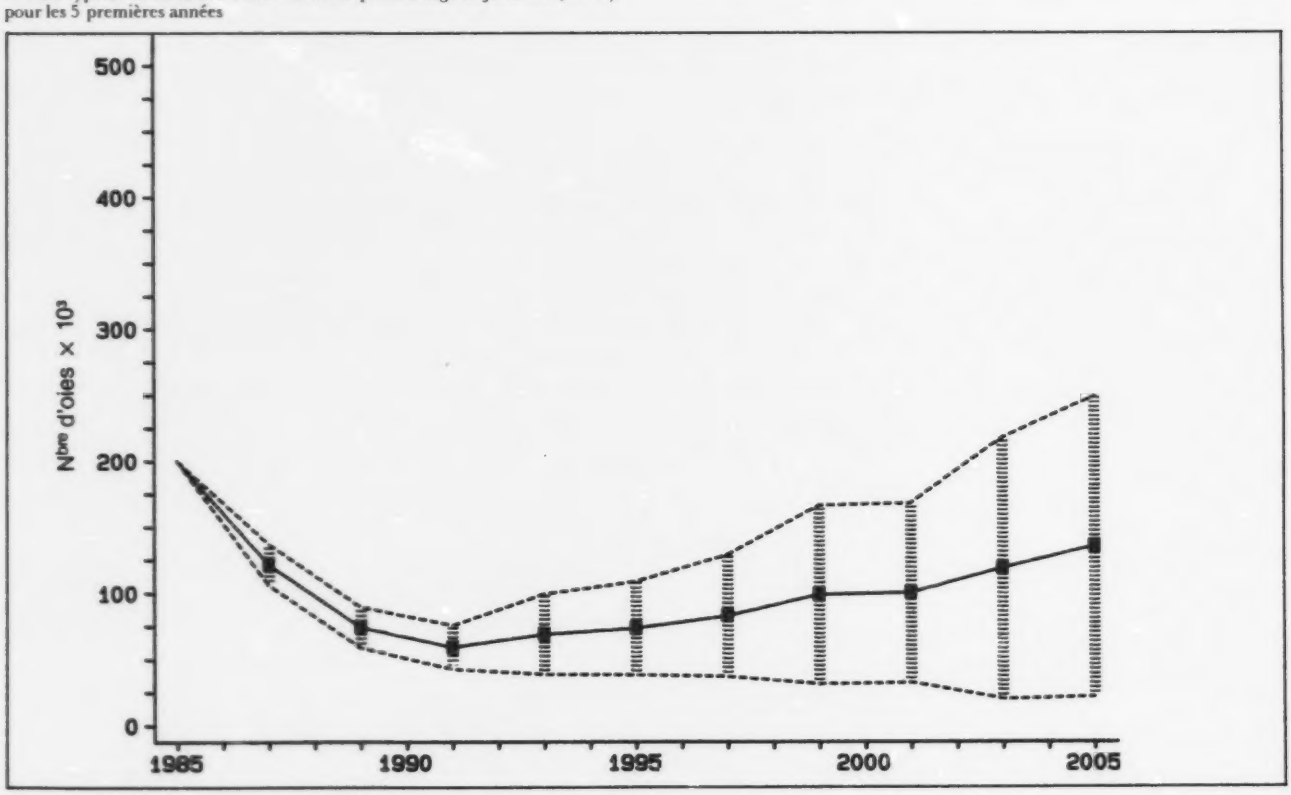


Figure 19
Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, moyenne et écart-type de 40 simulations, avec un taux fixe annuel de reproduction (% de juv. = 31,4 %)

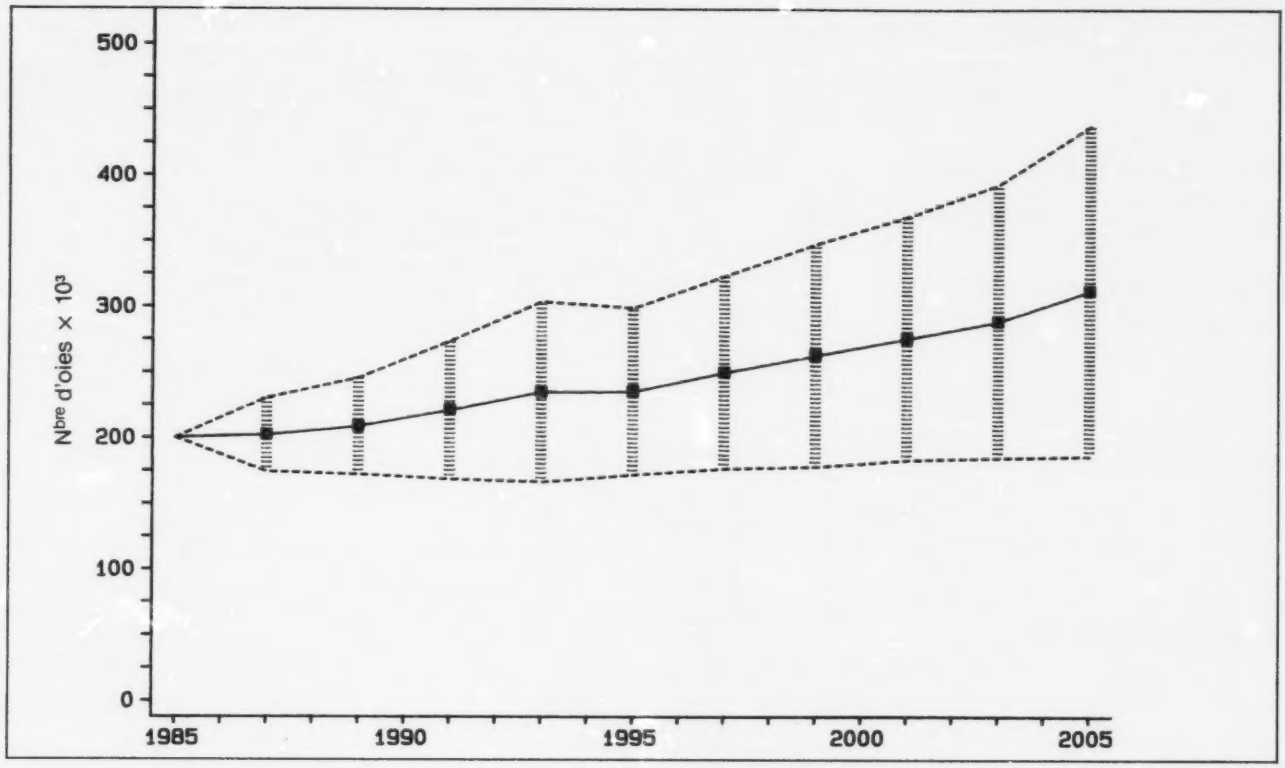


Figure 20
Prévision de l'évolution de la population de la Grande Oie blanche, sans et avec la chasse aux É.-U.

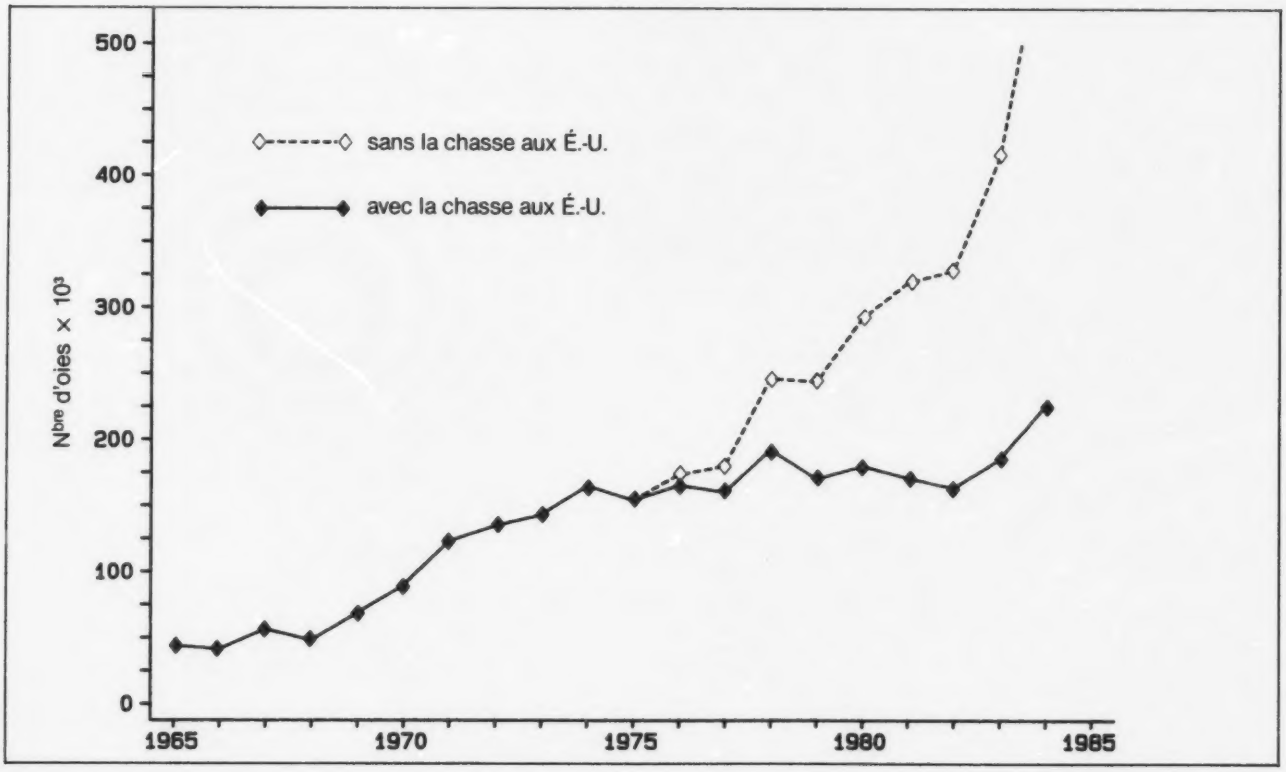
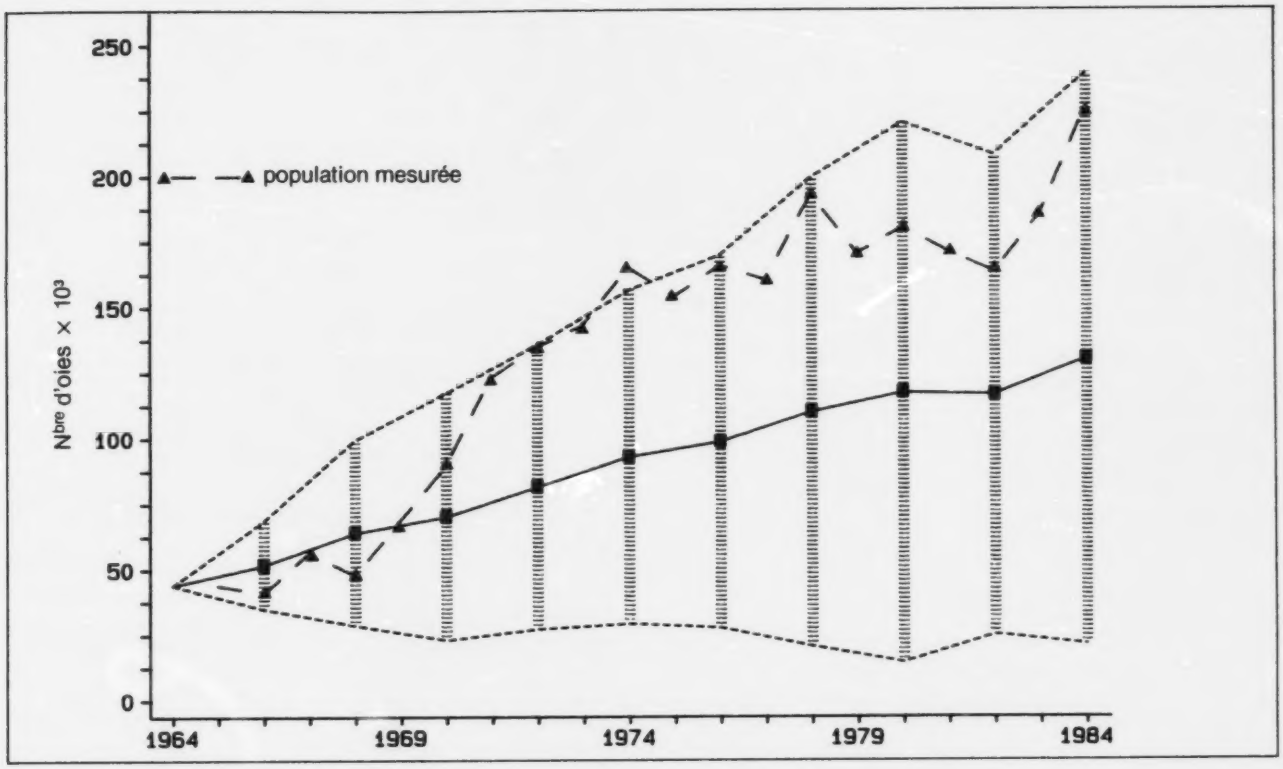


Figure 21
Comparaison entre les résultats de 40 simulations et l'évolution mesurée de la population des Grandes Oies blanches



Durant la migration d'automne, la jeune oie, alors âgée d'environ trois mois, se distingue facilement par son plumage gris de l'oie adulte à la livrée blanche.

Photo: A. Reed

Conclusion

Cette étude décrit un modèle stochastique qui reproduit avec vraisemblance l'évolution récente de la population des Grandes Oies blanches et qui permet de simuler divers scénarios quant à l'avenir de la population. Pour concevoir ce modèle, il a été présumé que les populations mesurées au printemps sont assez exactes, que les récoltes de chasse ne sont pas surestimées et que les mesures des pourcentages de juvéniles à l'automne sont en général sous-estimées. Le modèle présuppose aussi que les récoltes de chasse sont aléatoires, ce qui n'est certainement pas complètement exact. Ce modèle très rudimentaire ne tient aucunement compte de la capacité de charge du milieu et des autres conditions d'ordre écologique. Le modèle présuppose également un coefficient de survie naturelle uniforme dans le temps et qui ne tient pas compte des variations annuelles de la mortalité naturelle imputables à la structure d'âge de la population, aux épizooties et à d'autres facteurs.

Une bonne connaissance de la taille des populations au printemps, des pourcentages de juvéniles à l'automne et des récoltes de chasse est indispensable pour avoir une bonne idée de l'évolution de la population. De bons pourcentages de juvéniles permettent *a posteriori* d'effectuer un calcul précis de la récolte totale de chasse. On ne saurait trop insister sur l'importance de bien estimer les pourcentages de juvéniles à l'automne d'après des échantillons plus nombreux que ceux qui ont été utilisés parfois dans le passé. (voir Johnson *et al.* 1985 pour une discussion intéressante sur l'importance de la précision dans la modélisation des populations exploitées de sauvagine). Il ne semble pas trop important de mesurer avec exactitude les populations d'automne et d'hiver puisque le modèle permet de calculer ces populations qui par ailleurs semblent difficiles à mesurer.

La modélisation de la population des Grandes Oies blanches comporte plusieurs autres éléments qu'il serait intéressant d'étudier. Un élément important serait l'inclusion dans le modèle d'une fonction tenant compte de la capacité de charge du milieu et des autres conditions écologiques. Également, il serait commode d'obtenir une fonction liant les taux de chasse au niveau de la population et au pourcentage de juvéniles. Même si les taux de chasse ont une composante aléatoire, il ne fait aucun doute qu'ils sont reliés à ces deux paramètres. Il serait également souhaitable d'obtenir une relation pouvant quantifier l'effort de chasse. Une fois le modèle complété par les composantes décrites ci-dessus, il s'agira dans une étape ultérieure de définir des objectifs quantifiables pour lesquels il serait possible de déterminer les politiques optimales de chasse ou de gestion.

Bibliographie

Un plan d'aménagement de la Grande Oie blanche. 1981. Préparé par le Service canadien de la faune, le U.S. Fish and Wildlife Service, et l'Atlantic Flyway Council. Service canadien de la faune, Sainte-Foy, Québec. 76 pp.

Boyd, H.; Finney, G.H., réd., 1978. Les chasseurs d'oiseaux migrateurs considérés comme gibier et la chasse au Canada. Série de rapports n° 43. Service canadien de la faune. 135 pp.

Clark, C.W. 1976. Mathematical bioeconomics: The optimal management of renewable resources. John Wiley and Sons, Toronto. 352 pp.

Heyland, J.D. 1972. Vertical aerial photography as an aid in wildlife population studies. Proc. Can. Symp. Remote Sensing 1, vol. 2: 121-136. Énergie, Mines et Ressources Canada, Ottawa. 344 pp.

Hyslop, C.; Wendt, S. 1982. Tableau de chasse des Grandes Oies blanches au Québec pour les années 1979 et 1980. Service canadien de la faune. Cahier de biol. n° 128: 11 pp.

Johnson, D.H.; Conroy, M.J.; Nichols, J.D. 1985. The need for accuracy in modelling: An example. Ecol. Modelling 30: 157-161.

Levin, S.A. 1984. Mathematical population biology. Pages 1-8 *dans* Population biology: Proceedings of symposia in applied mathematics, vol. 30. American Mathematical Society, Providence, RI.

Lynch, J.L.; Singleton, J.R. 1964. Winter appraisals of annual productivity in geese and other waterbirds. Wildfowl Trust Ann. Rep. 15: 114-126.

Owen, M. 1982. Population dynamics of Svalbard Barnacle Geese 1979-1980. Aquila 89: 229-247.

Reed, A.; Boyd, H.; Wendt, S. 1981. Characteristics of the harvest of Greater Snow Geese. Trans. Northeast Sec. Wildlife Soc. 38: 77-86.

Appendice

Appendice 1
Recensement des populations et des taux de reproduction des Grandes Oies blanches au Canada et aux É.-U., entre 1950 et 1984

	Dénombrements de la population			Pourcentage de juvéniles		
	Saint-Laurent		États-Unis	Saint-Laurent		États-Unis
Année	Printemps	Automne	Automne/hiver	Photos aériennes	Obs. vis., au sol	Obs. vis., au sol
1950			41 800			
1951		30 000	43 900			
1952		41 000	55 800			
1953	30 100		51 400			
1954	50 800	35 700	46 200			
1955		48 200	45 000			
1956			34 800			33,8
1957		70 000	46 300			34,4
1958		47 500	37 500			3,1
1959			60 700			42,7
1960			67 100			34,1
1961			49 700			1,2
1962			64 900			28,4
1963			59 700			33,9 (2 728)*
1964			46 500			20,5 (8 179)
1965	25 400	48 500	43 400			2,8 (2 524)
1966	25 400	80 000	59 900			37,0 (5 516)
1967	40 900	75 000	50 500			12,4 (5 236)
1968	38 900	31 000	62 800			12,5 (3 613)
1969	68 800	79 600	29 500	30,0		24,3 (5 004)
1970	89 600	120 300	48 500	45,6		46,8 (6 930)
1971	123 300	145 400	81 100	29,7		11,3 (8 334)
1972	134 800	125 200	59 100			0,4 (3 214)
1973	143 000	172 600	95 300	46,6	40,6 (800)	41,1 (4 900)
1974	165 000	162 000	70 300		6,4 (7 282)	2,0 (6 148)
1975	153 800	202 700	117 000	32,7	31,2 (17 579)	37,3 (11 460)
1976	165 600	186 700	127 000	9,5 (120 755)	12,6 (20 847)	9,8 (34 892)
1977	160 000	186 000	74 000	21,6 (132 425)	23,9 (10 297)	23,8 (7 531)
1978	192 600	94 400	100 000	20,1 (205 419)	17,9 (9 679)	14,7 (16 159)
1979	170 100	110 600	107 000	22,5 (179 002)	28,2 (20 849)	23,2 (8 041)
1980	180 000	107 000	82 000	40,1 (164 453)	35,3 (12 120)	36,3 (12 140)
1981	170 800		100 000	16,8 (86 039)	16,3 (10 683)	17,0
1982	163 000		130 000	10,5 (65 436)	25,1 (9 577)	23,8
1983	185 000		176 000	41,6 (100 910)	47,4 (12 353)	48,9
1984	225 400		185 000	37,6 (103 000)	30,4 (39 781)	27,4

Source : *Un plan d'aménagement de la Grande Oie blanche* (1984) et données non publiées du SCF et du USFWS
*Les valeurs entre parenthèses correspondent à la taille des échantillons

Autres publications hors série

N° 1
Les oiseaux protégés au Canada en vertu de la Loi sur la Convention concernant les oiseaux migrateurs, 4e éd. Bilingual publication.
N° de cat. CW69-1/1. Publ. en 1957, rév. en 1980.
N° 2
Noms des oiseaux du Canada. Noms français, anglais et scientifiques. Bilingual publication.
N° de cat. CW69-1/2. Publ. en 1957, rév. en 1972.
N° 3
Use of aerial surveys by the Canadian Wildlife Service, par D.A. Benson.
Épuisé.
N° de cat. CW69-1/3. Publ. en 1963, réimp. en 1966.
N° 4
Queen Elizabeth Islands game survey, 1961, par J.S. Tener.
N° de cat. CW69-1/4. Publ. en 1963, réimp. en 1972.
N° 5
Age determination in the polar bears, par T.H. Manning.
N° de cat. CW69-1/5. Publ. en 1964, réimp. en 1973.
N° 6
A wildlife biologist looks at sampling, data processing and computers, par D.A. Benson.
Épuisé.
N° de cat. R69-1/6. Publ. en 1964.
N° 7
Preliminary report on the effects of phosphamidon on bird populations in New Brunswick, par C.D. Fowle.
Épuisé.
N° de cat. R69-1/7. Publ. en 1965.
N° 8
Birds of Nova Scotia-New Brunswick border region, par G.F. Boyer.
N° de cat. CW69-1/8. Publ. en 1966, réimp. en 1981.
N° 9
Effects of dietary methylmercury on Ring-necked Pheasants, with special reference to reproduction, par N. Fimreite.
N° de cat. R69-1/9. Publ. en 1971.
N° 10
Trends in populations of barren-ground caribou over the last two decades: a re-evaluation of the evidence, par G.R. Parker.
N° de cat. CW69-1/10. Publ. en 1971, réimp. en 1972.
N° 11
The Canada migratory game bird hunting permit and related surveys, par D.A. Benson.
N° de cat. R69-1/11. Publ. en 1971.
N° 12
Observations on duck hunting in eastern Canada in 1968 and 1969, par H.J. Boyd.
N° de cat. R69-1/12. Publ. en 1971.
N° 13
Evaluation of ecological effects of recent low water levels in the Peace-Athabasca Delta, par H.J. Dirschl.
N° de cat. CW69-1/13. Publ. en 1972.
N° 14
The Great Cormorants of eastern Canada, par A.J. Erskine.
N° de cat. CW69-1/14. Publ. en 1972.
N° 15
Distribution of barren-ground caribou harvest in north-central Canada, par G.R. Parker.
N° de cat. CW69-1/15. Publ. en 1972.
N° 16
Bird migration forecasts for military air operations, par H. Blokpoel.
N° de cat. CW69-1/16. Publ. en 1973.
N° 17
Waterfowl populations on the Peace-Athabasca Delta. 1969 and 1970, par D.J. Nieman and H.J. Dirschl.
N° de cat. CW69-1/17. Publ. en 1973.
N° 18
Gammarus predation and the possible effects of *Gammarus* and *Chaoborus* feeding on the zooplankton composition in some small lakes and ponds in western Canada, par R.S. Anderson et L.G. Raasveldt.
N° de cat. CW69-1/18. Publ. en 1974.
N° 19
A summary of DDE and PCB determinations in Canadian birds, 1969 to 1972, par M. Gilbertson et L. Reynolds.
N° de cat. CW69-1/19. Publ. en 1974.
N° 20
Development of a simulation model of Mallard Duck populations, par C.J. Walters, R. Hilborn, E. Oguss, R.M. Peterman et J.M. Stander.
N° de cat. CW69-1/20. Publ. en 1974.
N° 21
Use of museum specimens in toxic chemical research, par A.M. Rick.
N° de cat. CW69-1/21. Publ. en 1975.
N° 22
Impoundments for waterfowl, par W.R. Whitman.
N° de cat. CW69-1/22. Publ. en 1976.
N° 23
Minimizing the dangers of nesting studies to raptors and other sensitive species, par R.W. Fyfe et R.R. Olendorff.
N° de cat. CW69-1/23. Publ. en 1976.
N° 24
Waterfowl damage to Canadian grain: current problems and research needs, par L.G. Sugden.
N° de cat. CW69-1/24. Publ. en 1976.
N° 25
Census techniques for seabirds of arctic and eastern Canada, par D.N. Nettleship.
N° de cat. CW69-1/25. Publ. en 1976.
N° 26
Notes on the present status of the polar bear in James Bay and Belcher Islands area, par Charles Jonkel, Pauline Smith, Ian Stirling et George B. Kolenosky.
N° de cat. CW69-1/26. Publ. en 1976.
N° 27
Limnological and planktonic studies in the Waterton Lakes, Alberta, par R. Stewart Anderson et Roderick B. Green.
N° de cat. CW69-1/27. Publ. en 1976.
N° 28
Birds and mammals of the Belcher, Sleeper, Ottawa, and King George Islands, Northwest Territories, par T.H. Manning.
N° de cat. CW69-1/28. Publ. en 1976.
N° 29
Developments in PPS sampling—Impact on current research, par A.R. Sen.
N° de cat. CW69-1/29. Publ. en 1976.
N° 30
Dynamics of snowshoe hare populations in the Maritime Provinces, par Thomas J. Wood et Stanley A. Munroe.
N° de cat. CW69-1/30. Publ. en 1977.
N° 31
Migration and population dynamics of the Peace-Athabasca Delta goldeye population, par D.B. Donald et A.H. Kooyman.
N° de cat. CW69-1/31. Publ. en 1977.
N° 32
The effects of fire on the ecology of the Boreal Forest, with particular reference to the Canadian north; a review and selected bibliography, par John P. Kelsall, E.S. Telfer et Thomas D. Wright.
N° de cat. CW69-1/32. Publ. en 1977.
N° 33
The ecology of the polar bear *(Ursus maritimus)* along the western coast of Hudson Bay, par Ian Stirling, Charles Jonkel, Pauline Smith, Richard Robertson et Dale Cross.
N° de cat. CW69-1/33. Publ. en 1977.

N° 34
Canvasback habitat use and production in Saskatchewan parklands, par Lawson G. Sugden.
N° de cat. CW69-1/34. Publ. en 1978.
N° 35
The diets of muskoxen and Peary caribou on some islands of the Canadian High Arctic, par Gerald R. Parker.
N° de cat. CW69-1/35. Publ. en 1978.
N° 36
Observations of Mallards in the parkland of Alberta, par Michael F. Sorenson.
N° de cat. CW69-1/36. Publ. en 1978.
N° 37
The wildlife valuation problem: A critical review of economic approaches, par William A. Langford et Donald J. Cocheba.
N° de cat. CW69-1/37. Publ. en 1978.
N° 38
Spatial changes in waterfowl habitat, 1964-74 on two land types in the Manitoba Newdale Plain, par G.D. Adams et G.G. Gentle.
N° de cat. CW69-1/38. Publ. en 1978.
N° 39
Patterns of pelagic distribution of seabirds in western Lancaster Sound and Barrow Strait, Northwest Territories, in August and September 1976, par D.N. Nettleship et A.J. Gaston.
N° de cat. CW69-1/39. Publ. en 1978.
N° 40
Responses of Peary caribou and muskoxen to helicopter harassment, par Frank L. Miller et Anne Gunn.
N° de cat. CW69-1/40. Publ. en 1979.
N° 41
Des communautés aviennes du parc national de la Mauricie, Québec, par J.-L. DesGranges. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/41F. Publ. en 1979.
N° 42
Études écologiques de la population d'ours blancs dans le nord du Labrador, par Ian Stirling et H.P.L. Kiliaan. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/42F. Publ. en 1980.
N° 43
Méthodes de recensement des marmettes, espèce *Uria*; une approche unifiée, par T.R. Birkhead et D.N. Nettleship. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/43F. Publ. en 1980.
N° 44
Études écologiques des populations d'ours blancs dans le sud-est de l'île Baffin, par Ian Stirling. Wendy Calvert et Dennis Andriashek. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/44F. Publ. en 1980.
N° 45
Les polynies dans l'Arctique canadien, par Ian Stirling et Holly Cleator (rédacteurs). Also available in English.
N° de cat. CW69-1/45F. Publ. en 1981.
N° 46
Les Petites Oies blanches de l'est de l'Arctique canadien, par H. Boyd, G.E.J. Smith et F.G. Cooch. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/46F. Publ. en 1982.
N° 47
Répartition et abondance des phoques dans la partie orientale de la mer de Beaufort. 1974-1979, par Ian Stirling. Michael Kingsley et Wendy Calvert. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/47F. Publ. en 1983.
N° 48
Le comportement alimentaire de caribou de Peary selon les conditions de la neige et de la glace du printemps, par F.L. Miller, E.J. Edmonds et A. Gunn. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/48F. Publ. en 1982.
N° 49
Étude de quelques techniques importantes d'échantillonnage de la faune, par A.R. Sen. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/49F. Publ. en 1982.
N° 50
Réglementation intensive de la chasse aux canards en Amérique du Nord : but et réalisations, par Hugh Boyd. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/50F. Publ. en 1983.
N° 51
Dimension humaine de la chasse aux oiseaux-gibier migrateurs au Canada, par Fernand L. Filion et Shane A.D. Parker. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/51F. Publ. en 1984.
N° 52
Éléments de la mortalité attribuable à la chasse chez le canard, par G.S. Hochbaum et C.J. Walters. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/52F. Publ. en 1984.
N° 53
Interprétation des relevés aériens d'oiseaux de mer : certains effets du comportement, par A.J. Gaston et G.E.J. Smith. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/53F. Publ. en 1984.
N° 54
Étude sur les oiseaux aquatiques en Ontario, de 1973 à 1981, par S.G. Curtis, D.G. Dennis et H. Boyd, réd. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/54F. Publ. en 1985.
N° 55
Prises déclarées de canards, d'oies et de bernaches au Canada et aux États-Unis, de 1974 à 1982, par H. Boyd. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/55F. Publ. en 1985.
N° 56
La dynamique des populations de Huards à collier (*Gavia immer*) et les eaux contaminées au mercure dans le nord-ouest de l'Ontario, par J.F. Barr. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/56F. Publ. en 1986.
N° 57
Les Goélands à bec cerclé en Ontario : une nouvelle espèce problème, par H. Blokpoel et G.D. Tessier. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/57F. Publ. en 1986.
N° 58
Les oiseaux de la vallée de Creston et du sud-est de la Colombie-Britannique, par Robert W. Butler, Brian G. Stushnoff et Edward McMackin. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/58F. Publ. en 1986.
N° 59
Estimation de la densité des oiseaux en mer et de la proportion des oiseaux en vol à partir des dénombrements effectués sur des transects de largeur indéterminée, par A.J. Gaston, E.T. Collins, A.W. Diamond. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/59F. Publ. en 1987.
N° 60
Dénombrements de populations reproductrices d'oiseaux aquatiques dans les provinces de l'Atlantique, par Anthony J. Erskine. Also available in English.
N° de cat. CW69-W/60F. Publ. en 1987.
N° 61
Dénombrement de Petites Oies blanches dans les îles Southampton et de Baffin, T.N.-O., en 1979, par A. Reed, P. Dupuis, G.E.J. Smith. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/61F. Publ. en 1987.
N° 62
Études des effets de l'acidification sur la faune aquatique du Canada : Rapports entre la sauvagine et les niveaux trophiques de petits lacs du nord de l'Ontario, par D.K. McNicol, B.E. Bendell et R.K. Ross. Also available in English.
N° de cat. CW69-1/62F. Publ. en 1987.
N° 63
Bison ecology in relation to agricultural development in the Slave River lowlands, NWT, par H.W. Reynolds et A.W.L. Hawley.
N° de cat. CW69-1/63E. Publ. en 1987.